

Alteración de la relación fuente/destino en etapas tardías del desarrollo
reproductivo y su influencia en el rendimiento de la soja
[*Glycine max (L.) Merr*]

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires
Área Producción Vegetal*

Juan Martín Enrico

Ingeniero Agrónomo

Universidad Nacional de La Plata, 2001



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

CONSEJERA PRINCIPAL

Adriana Graciela Kantolic

Ingeniera Agrónoma, Universidad de Buenos Aires, Argentina

Doctor, Universidad de Buenos Aires, Argentina

CONSEJERO

Marcelo Luis Bodrero

Ingeniero Agrónomo, Universidad de Rosario, Argentina

MSc, Universidad de Mar del Plata, Argentina

JURADO DE TESIS

Constanza Soledad Carrera

Ingeniera Agrónoma, Universidad Nacional de Córdoba
Doctor en Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Córdoba

Pablo Antonio Calviño

Ingeniero Agrónomo, Universidad de Buenos Aires
Doctor en Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata

DEDICO ESTA TESIS A:

**CARINA MI ESPOSA POR TODA SU PACIENCIA Y COMPAÑÍA
PARA ALENTARME A LLEVAR ADELANTE TODOS LOS
VAIVENES DE LA VIDA**

**A MI HIJA PAULA QUE ES LA LUZ DE MIS OJOS Y PRINCIPAL
MOTIVO DE MI ESFUERZO POR PROGRESAR**

**A MIS PADRES Y HERMANAS QUE SIEMPRE HAN ESTADO,
ESTÁN Y ESTARÁN ALENTANDOME A SUPERAR TODOS LOS
ESCOLLOS DE LA VIDA**

**A LA MEMORIA DE MI ABUELO ANTONIO ENRICO A QUIÉN LE
AGRADEZCO QUE ME HAYA INCULCADO EL AMOR POR LA
TIERRA**

AGRADECIMIENTOS

A Adriana Kantolic por ser una persona maravillosa y quien desinteresadamente y armándose de una paciencia infinita me dirigió en mi trabajo de tesis y que también me acompañó en las adversidades que me tocaron vivir durante estos años.

A Marcelo Luis Bodrero por darme la oportunidad de dedicarme a lo que me gusta y brindarme todo su conocimiento y apoyo para la realización de éste trabajo, y un muy especial agradecimiento para Ricardo Martignone por sus invalorable aportes durante la realización de la tesis.

A Belén Conde, Cristina González y Beatriz Massiero por su indispensable y desinteresada colaboración para el análisis estadístico de los resultados.

A Ramón Ynfante, Omar Medina, Leandro Martarello, Maximiliano Copez y Alberto Martarello por su invalorable ayuda en la realización de los experimentos. A Fabian Videla un especial reconocimiento por su trabajo desinteresado en el armado de los cajones recolectores de hojas y pecíolos senescentes.

A José M. Andriani y Carlos Correro por la ayuda recibida en el armado del equipo de riego y en la determinación del contenido hídrico del suelo.

A Fernando Díaz Pacífico por su gran aporte en la obtención de parte del material bibliográfico necesario para la redacción de esta tesis.

A mis pasantes: Tomás Jacobo, Juan Pablo Belardinelli, Delfina Horner y Gastón Moretti quienes directa y/o indirectamente colaboraron con la realización de diversas actividades vinculadas con los experimentos a campo, agradezco su buena predisposición y su espíritu emprendedor.

Un particular agradecimiento a Rosana Herrero y Martha Cuniberti del Laboratorio de Calidad de Semillas del INTA Marcos Juárez, ya que sin su colaboración parte del capítulo 5 de esta tesis no existiría, y también un especial reconocimiento a José Luis Rotundo por sus aportes valiosísimos para el análisis de los datos de calidad de la semilla.

A Brenda Gambín, Josefina Diez, Alejandra Kemerer, Gabriela Díaz y Fernando Scaramuzza por su simpatía, por su cordialidad, por su ayuda a comprender los numerosos textos que tuvimos que leer e interpretar en todos los cursos que nos tocó compartir. ¡ Compartir todo ese tiempo y estudiar con vosotros fue realmente un placer !

Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria por el financiamiento que permitió llevar adelante este trabajo y todos mis cursos de post-grado.

Agradezco a la Escuela para Graduados Alberto Soriano, englobando en ella a todos sus empleados, pero especialmente a Susana y Amelia por su calidez humana y su “buena onda”.

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo, y que este material no lo he presentado en forma parcial o total, como una tesis en esta u otra institución

INDICE GENERAL

Declaración.....	v
Índice de Tablas.....	xi
Índice de Figuras.....	xiv
Abreviaturas.....	xix
Resumen.....	xx
Summary.....	xxi

CAPITULO 1

Introducción general

1.1	El rendimiento en soja y los componentes del rendimiento.....	1
1.2	Área foliar y el rendimiento del cultivo de soja.....	3
1.3	El crecimiento de los granos y las limitaciones por fuente y por destino..	7
1.4	El crecimiento de las semillas y las reservas.....	10
1.5	Las defoliaciones en el cultivo de soja y la estimación de pérdidas en el rendimiento.....	12
2	Objetivos e hipótesis.....	14

CAPITULO 2

Descripción de los experimentos a campo

	Introducción.....	16
1	Sitio Experimental	16
2.1	Suelo.....	16
1.2	Clima y condiciones meteorológicas.....	18
2.3	Determinación del agua en el suelo y de las necesidades de riego.....	21
2	Descripción de las condiciones de cultivo y tratamientos.....	24
2.1	Cultivo.....	24
2.2	Diseño Experimental y Tratamientos.....	26
2.2.1	Tratamientos de defoliación.....	27
2.2.2	Tratamientos de desvainado.....	28
2.2.3	Genotipos.....	28
3	Análisis estadístico de resultados.....	30

CAPITULO 3

Alteraciones en el peso final del grano ante variaciones de la relación fuente/destino en etapas tardías del desarrollo reproductivo

3.1	Introducción.....	31
3.2	Materiales y Métodos.....	34

3.2.1. Número y Peso de semillas.....	34
3.2.2. Estimación de la Fuente.....	34
3.2.3. Estimación de la relación Fuente / Destino.....	35
3.2.4. Cuantificación de las respuestas.....	37
3.3 Resultados.....	38
3.3.1 Duración de los tratamientos.....	38
3.3.2 Influencia de la defoliación sobre el número de semillas.....	39
3.3.3 Efectos de las defoliaciones sobre el peso promedio de las semillas.....	45
3.3.4 Efectos del raleo de vainas sobre el peso promedio de las semillas.....	49
3.3.5 Cambios en el peso de las semillas según su ubicación en la planta.....	51
3.3.6 Efectos de las defoliaciones sobre el rendimiento.....	60
3.3.7 Cuantificación del efecto de las defoliaciones mediante modelos funcionales.....	65
3.3.7.1 Cuantificación del efecto de las defoliaciones sobre el peso de las semillas.....	66
3.3.7.2 Cuantificación del efecto de las defoliaciones sobre el rendimiento.....	70
3.4 Discusión.....	76
3.4.1 Impacto de las limitaciones por fuente sobre los componentes del rendimiento.....	80
3.4.2 Las defoliaciones y los efectos sobre el IAF y la RFAi.....	84
3.4.3 Efectos del raleo de vainas combinado con defoliaciones.....	86
3.4.4 Respuestas del peso de las semillas según su ubicación en la planta.....	87
3.5 Conclusiones.....	89

CAPITULO 4

Alteración de la relación fuente/destino y sus efectos sobre la tasa de crecimiento, la duración del período efectivo de llenado y las relaciones hídricas de la semilla

4.1	Introducción.....	90
4.2	Materiales y Métodos.....	96
4.3	Resultados.....	98
4.3.1	Efectos de las defoliaciones y del desvainado sobre la tasa de crecimiento y la duración efectiva del llenado de las semillas.....	98
4.3.2	Relaciones entre el cambio relativo de la tasa de crecimiento, la duración relativa efectiva de las semillas y las relaciones fuente/destino.....	102
4.3.3	Relaciones entre el peso de la semilla, la tasa de crecimiento y la duración efectiva del llenado de las semillas.....	107
4.3.4	Cuantificación de los efectos de las defoliaciones sobre las relaciones hídricas de las semillas en los nudos medios de las plantas.....	109
4.4	Discusión.....	118
4.5	Conclusiones.....	125

CAPITULO 5

Crecimiento del cultivo y removilización aparente de reservas

5.1	Introducción.....	127
-----	-------------------	-----

5.2	Materiales y Métodos.....	131
5.3	Resultados.....	134
5.3.1	Evolución de la biomasa.....	134
5.3.2	Removilización aparente de reservas desde los carpelos.....	138
5.3.3	Removilización aparente de reservas desde hojas y tallos.....	140
5.3.4	Contribución de reservas al llenado de la semilla.....	145
5.3.5	Efecto de las alteraciones fuente/destino sobre el contenido de proteína, aceite y residuos de la semilla.....	146
5.4	Discusión.....	150
5.5	Conclusiones.....	158

CAPITULO 6

Consideraciones finales

6.1	Principales contribuciones de esta tesis.....	159
6.2	Aceptación o rechazo de hipótesis.....	162
6.2.1	Objetivo 1.....	162
6.2.2	Objetivo 2.....	165
6.2.3	Objetivo 3.....	167
6.3	Perspectivas.....	168
	Bibliografía.....	172

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 2.1 - Análisis de suelo en los ensayos en los primeros veinte centímetros de profundidad en los tres experimentos.

Tabla 2.2 Análisis del agua: pH, conductividad, bicarbonatos, dureza total, Sulfatos, Sodio y RAS. Perforación ubicada en EEA Oliveros INTA. Acuífero Puelche.

Tabla 2.3 - Condiciones climáticas durante el período crítico (R3-R6) y el llenado de las semillas (R5-R7), y sus sub-fases R5-R6 y R6-R7 en las tres campañas.

Tabla 3.1 - Momentos de aplicación de los tratamientos para los tres Experimentos

Tabla 3.2 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre el rendimiento, el número de semillas m^{-2} y el peso de las semillas. Experimento 1.

Tabla 3.3 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre el rendimiento, el número de semillas m^{-2} y el peso de las semillas. Experimento 2.

Tabla 3.4 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre el rendimiento, el número de semillas m^{-2} y el peso de las semillas. Experimento 3.

Tabla 3.5 - Peso de la semilla relativo al testigo* para cada tratamiento en ambos cultivares. Experimento 1.

Tabla 3.6 - Peso de la semilla relativo al testigo para cada tratamiento en cada sector del tallo principal en ambos cultivares. Experimento 2

Tabla 3.7 - Peso de la semilla relativo al testigo para cada tratamiento y sector del tallo principal en ambos cultivares. Experimento 3.

Tabla 4.1 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre la tasa de crecimiento y duración del llenado efectivo de las semillas en nudos medios y apicales para dos cultivares de soja. Experimento 1.

Tabla 4.2 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre la tasa de crecimiento y duración del llenado efectivo de las semillas en nudos medios y apicales para dos cultivares de soja. Experimento 2.

Tabla 4.3 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre la tasa de crecimiento y duración del llenado efectivo de las semillas en nudos medios y apicales para dos cultivares de soja. Experimento 3.

Tabla 4.4 - Coeficientes de determinación (R^2) del peso final de la semilla y los parámetros de crecimiento de la semilla ubicada en los nudos medios y apicales.

Tabla 4.5 - Coeficientes de correlación entre el máximo contenido de agua de la semilla con el peso final, la tasa de crecimiento y la duración del llenado efectivo de las semillas en nudos medios en los 4 cultivares de soja evaluados.

Tabla 5.1 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre el peso de los tallos a cosecha, la materia seca vegetativa y la removilización aparente de reservas (R%). Experimento 1.

Tabla 5.2 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre el peso de los tallos a cosecha, la materia seca vegetativa y la removilización aparente de reservas (R %). Experimento 2.

Tabla 5.3 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre el peso de los tallos a cosecha, la materia seca vegetativa y la removilización aparente de reservas (R %). Experimento 3.

Tabla 5.4 - Estimación del % del peso de las semillas equivalente al aporte de las reservas (%PSR) para los tratamientos de defoliación sin raleo de frutos en todos los experimentos.

Tabla 5.5 - Concentración de proteína y aceite de semillas sometidas a diferentes niveles de defoliación y desvainado. Los datos son promedios de todos los experimentos y cultivares.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1 Valores medios de ocurrencia decádica de precipitaciones y temperatura máxima, mínima y media durante el periodo noviembre-abril correspondiente a la serie histórica 1954-2010 de la Estación Agrometeorológica de la EEA Oliveros del INTA.

Figuras 2.2 Agua útil diaria en el perfil del suelo explorado por las raíces en cada uno de los experimentos.

Figura 3.1 Perfiles de distribución a lo largo del tallo principal del número de semillas con (símbolos abiertos) y sin raleo de frutos (símbolos llenos) en el Exp. 1: Mireya 4,2 RR (a) y ACA 480 GR (d); Exp. 2: DM 3700 RR (b) y A 4613 RG (e) y Exp. 3: A 4613 RG (c) y ACA 480 GR (f).

Figura 3.2 - Cambios en el peso de la semilla en planta entera en función del nivel de defoliación aplicado en tratamientos con (líneas punteadas) y sin desvainado (líneas llenas) en los experimentos 1 (a), 2 (b) y 3 (c); relación para los datos promedio de cada experimento (d)

Figura 3.3 Cambios en el peso de la semilla en respuesta al desvainado en cada nivel de defoliación en los experimentos 1 (a), 2 (b) y 3 (c).

Figura 3.4 Relación entre la reducción relativa del peso de la semilla en el tallo principal y en las ramificaciones para los tratamientos 33% (a), 67 % (b) y 100 % (c) de defoliación para todos los cultivares en los tres años de experimentos.

Figura 3.5 Relación entre el incremento del peso de la semilla en el tallo principal y en las ramificaciones en respuesta al desvainado en (a) tratamiento testigo, (b) con 33 % de defoliación y (c) con 67 % de defoliación para todos los cultivares en los tres años de experimentos.

Figura 3.6 Perfiles de distribución a lo largo del tallo principal del peso promedio de semillas en el Exp. 1: Mireya 4,2 RR (a) y ACA 480 GR (d); Exp. 2: DM 3700 RR (b) y A 4613 RG (e) y Exp. 3: A 4613 RG (c) y ACA 480 GR (f).

Figura 3.7 Cambios en el peso de la semilla en respuesta al raleo de vainas en cada nivel de defoliación en la parte basal (nudos 1 a 6 ó 7 s/cultivar), media (nudos 7 u 8 s/cultivar a 14) y apical (nudos 15 a 20 ó 21 s/cultivar) del tallo principal en los experimentos 1 (a), 2 (b) y 3 (c).

Figura. 3.8 Cambios relativos en el rendimiento en función del nivel de defoliación aplicado para los datos promedio de cada experimento.

Figura 3.9 Relación entre el % de reducción del rendimiento y el % de reducción del peso del grano.

Figura 3.10 (a) Relaciones entre el rendimiento y el número de semillas. Línea continua: ajuste para las condiciones sin defoliación en Mireya 4,2 RR, DM 3700 RR y A 4613 RG (Exp. 2) y A 4613 RG (Exp. 3); línea punteado grueso: ajuste en ACA 480 GR (Exp. 1); línea punteado fino: ajuste en ACA 480 GR (Exp. 3) y (b) Desvíos del rendimiento de los tratamientos con relación al testigo estimado.

Figura 3.11 Relación entre el cambio relativo del peso seco de la semilla y el índice de área foliar.

Figura 3.12 Relación entre el cambio relativo del peso seco de la semilla y el % RFAi.

Figura 3.13 Relación entre el cambio relativo del peso seco de la semilla y el IAF por cada mil granos.

Figura 3.14 Relación entre el cambio relativo del peso seco de la semilla y el % RFAi por cada mil granos.

Figura 3.15 Relación entre el rendimiento relativo (estimado como el máximo para cada variedad y nivel de frutos) y el IAF.

Figura 3.16 Relación entre el rendimiento relativo (estimado como el máximo para cada variedad y nivel de frutos) y el % RFAi.

Figura 3.17 – Relación entre el % RFAi y el IAF. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% de defoliación (rombos) y 67% de defoliación (triángulos).

Figura 3.18 – Relación entre el rendimiento relativo (estimado como el máximo para cada variedad y nivel de vainas) y el $IAF * NG^{-1}$.

Figura 3.19 – Relación entre el rendimiento relativo al testigo (estimado para cada variedad y nivel de vainas) y el $\% RFAi * NG^{-1}$ (% miles).

Figura 3.20 Relación entre el cambio relativo del peso seco de la semilla y el cambio relativo en **(a)** el IAF, o **(b)** el porcentaje de radiación solar interceptada activa por unidad de semilla medida ambas variables post-aplicación de tratamientos.

Figura 4.1 Cambios relativos de la tasa de crecimiento de la semilla en función de la relación F/D estimada como el cambio relativo en el IAF por semilla en **(a)** nudos medios y **(c)** apicales y, estimada como el cambio relativo en la radiación fotosintéticamente activa interceptada por semilla en **(b)** nudos medios y **(d)** apicales.

Figura 4.2 Cambios relativos en la duración efectiva del llenado de las semillas en función de la relación F/ D estimada como el cambio relativo en el IAF por semilla en **(a)** nudos medios y **(c)** apicales, estimada como el cambio relativo en la %RFAi por semilla en **(b)** nudos medios y **(d)** apicales.

Figura 4.3 Cambios relativos en el peso seco de la semilla y el cambio relativo en: la tasa de crecimiento de la semilla en **(a)** nudos medios y **(c)** apicales, y el cambio relativo en la duración del llenado efectivo en **(b)** nudos medios y **(d)** apicales.

Figuras 4.4 (a) Concentración de agua de la semilla y **(b)** contenido de agua de la semilla en función del tiempo desde inicio de llenado de las semillas (R5). Experimento

1.

Figuras 4.5 (a) Concentración de agua de la semilla y **(b)** contenido de agua de la semilla en función del tiempo desde inicio de llenado de las semillas (R5). Experimento 2.

Figuras 4.6 (a) Concentración de agua de la semilla y **(b)** contenido de agua de la semilla en función del tiempo desde inicio de llenado de las semillas (R5). Experimento 3

Figura 4.7 Relación entre el peso seco y el contenido máximo de agua de la semilla.

Figura 4.8 (a) Relación entre la concentración de humedad de la semilla y el % del peso máximo de la semilla en los nudos medios de la planta. **(b)** – detalle del recuadro de la figura **a**.

Figura 4.9 (a) Relación entre el contenido de agua de la semilla relativo al máximo y la concentración de agua de la misma en los nudos medios de la planta. **(b)** – detalle del recuadro de la figura **a**.

Figura 4.10 – Relación entre los residuos (observado – estimado) del modelo de ajuste entre el porcentaje del máximo contenido de agua alcanzado y la concentración de agua en la semilla.

Figura 5.1 Evolución de la biomasa en distintos estados reproductivos en el experimento 1: **(a)** Mireya 4,2 RR, **(b)** ACA 480 GR; en el experimento 2; **(c)** DM 3700 RR, **(d)** A 4613 RG y en el experimento 3: **(e)** ACA 480 GR, **(f)** A 4613 RR.

Figura 5.2 Evolución del peso seco individual del carpelo en nudos medios desde el estado fenológico de R 5 hasta madurez de cosecha (R 8) en el experimento 1: **(a)** Mireya 4,2 RR, **(b)** ACA 480 GR, en el experimento 2: **(c)** DM 3700 RR, **(d)** A 4613 RG y en el experimento 3: **(e)** ACA 480 GR, **(f)** A 4613 RR.

Figura 5.3 Removilización aparente de reservas desde la materia seca vegetativa + hojas caídas entre R6 y R8 en función de las diferentes relaciones fuente/destino para todos los cultivares evaluados.

Figura 5.4 - Contenido de proteína por semilla en función de la relación fuente/destino estimada como el IAF por semilla.

Figura 5.5 - Contenido de aceite por semilla en función de la relación fuente/destino estimada como el IAF por semilla.

Figura 5.6 - Contenido de residuos por semilla en función de la relación fuente/destino estimada como el IAF por semilla.

ABREVIATURAS

- DLL: duración del llenado de la semilla
- F/D: fuente/destino
- IAF: índice de área foliar
- IAF Rte: índice de área foliar remanente post-tratamiento
- TCS: tasa de crecimiento de la semilla
- FR5: fecha de inicio de llenado de las semillas
- FR7: fecha de madurez fisiológica
- GM: grupo de madurez
- GR: glifosato resistente
- NSRel: número de semillas relativo
- n° semilla m⁻²: número de semillas por metro cuadrado de superficie
- RFAi: radiación fotosintéticamente activa interceptada
- RFA_{tope}: radiación fotosintéticamente activa sobre el canopeo
- RFA_{suelo}: radiación fotosintéticamente activa en el suelo
- R1: comienzo de floración
- R3: comienzo de fructificación
- R4: plena fructificación
- R5: comienzo de crecimiento de granos (escala de Fehr y Caviness)
- R6: tamaño máximo de granos
- R7: comienzo de madurez
- R8: plena madurez
- RG: resistente a glifosato
- RRel: rendimiento relativo
- RR: round up ready
- TMIN: Temperatura Mínima Promedio del aire
- TMAX: Temperatura Máxima Promedio del aire
- TMED: Temperatura Media Promedio del aire
- PRECIP: Suma de precipitaciones según subperíodo fenológico
- SOL_RAD: Radiación solar diaria promedio (MJ.m⁻².d⁻¹)
- UD: umbral de daño
- XSOL_RAD: Radiación solar acumulada (MJ.m⁻²) según subperíodo fenológico

RESUMEN

ALTERACIÓN DE LA RELACIÓN FUENTE/DESTINO EN ETAPAS TARDÍAS DEL DESARROLLO REPRODUCTIVO Y SU INFLUENCIA EN EL RENDIMIENTO DE LA SOJA [*GLYCINE MAX* (L.) MERR.]

En el cultivo de soja, una vez que el número de vainas quedó fijado, la ocurrencia de defoliaciones puede disminuir el rendimiento al afectar el peso de las semillas; sin embargo, la magnitud del efecto de las defoliaciones tardías sobre el rendimiento es altamente variable. El objetivo general de la tesis fue obtener una aproximación cuantitativa para estimar las pérdidas del rendimiento en genotipos de soja con número y peso potencial de semillas contratantes ante defoliaciones tardías, basada en el entendimiento de las bases funcionales que definen el crecimiento de las semillas. Se realizaron tres experimentos en parcelas con manipulaciones de la fuente (0, 33, 67 y 100 % de defoliación) y los destinos (desvainado de 0 y 40 % de vainas) 15 y 20 días después de R5. El índice de área foliar (IAF) y el % de radiación fotosintéticamente activa interceptada (% RFAi), medidos luego de los tratamientos, se usaron como estimadores de la fuente remanente y para calcular la relación Fuente/Destino (F/D) establecida. Estos atributos permitieron cuantificar adecuadamente las mermas en rendimiento y los cambios en el peso de las semillas, siendo el nivel de destinos sólo importante bajo nula o leve defoliación. La respuesta a la disponibilidad de fuente se manifestó principalmente en posiciones distales del tallo principal, y se debió a cambios en la tasa de crecimiento de la semilla más que a la duración del llenado efectivo. Las defoliaciones no alteraron el patrón de desecamiento de las semillas, a excepción de la defoliación total, que lo aceleró. El contenido máximo de agua se asoció con el peso final de los granos en cada uno de los tratamientos de defoliación. La removilización aparente de reservas no se incrementó ante la reducción de la relación F/D y se redujo con una defoliación total. No se encontraron evidencias que sugieran un rol moderador de las reservas para sostener el peso de las semillas, sin

embargo existió una respuesta diferencial de los genotipos y entre años en el nivel de removilización. Puede concluirse que defoliaciones tardías reducen el rendimiento de soja debido a reducciones en la tasa de crecimiento de las semillas, que no fueron compensadas por removilización, por lo que podría estimarse la caída del rendimiento mediante la cuantificación de la fuente remanente luego de una defoliación.

SUMMARY

In soybean, once pods number is set, defoliation can reduce yield by affecting seed weight, but the magnitude of this effect during seed-filling is highly variable. The general objective of this thesis was to make a quantitative approach for estimating seed yield losses due to late defoliations in different genotypes of soybean, based on functional basis that define seed growth.. Three field experiments were performed manipulating source (0, 33, 67 y 100 % of defoliation) and sinks (0 and 40 % of pod reduction) 15 – 20 days after R5 stage. Estimators of the source/sink relationship and the remaining source were leaf area index (LAI) and the proportion of radiation intercepted by the crop (%PARi), gave an adequate quantification of yield losses and individual seed weight changes. Sink level was only important under none or partial defoliations. Responses to changes in source availability were greater in the distal positions of the main-stem and it was more related to changes in seed growth rate than to changes in the duration of the seed-filling period. Defoliations did not alter the seed drying pattern, except total defoliation, that accelerated it. Maximum water content was correlated with final seed weight in each defoliation treatment. The apparent remobilization of reserves did not increase when source/sink was reduced, and was reduced under total defoliation. There were no evidence showing that reserves act as a *buffer* to sustain seed weight; however, differences among genotypes and years in reserves mobilization were evident. In conclusion, late defoliations reduced soybean yield due to the reduction in seed growth rate and the lack of increment in remobilization of reserves, so that yield losses can be estimated through the quantification of remaining source after the defoliation.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 El rendimiento y componentes numéricos principales en soja

El rendimiento de los cultivos puede ser simplemente descrito como la producción de materia seca del cultivo y la partición de una proporción de esta materia seca hacia los granos (Charles-Edwards, 1982). Sin embargo, las relaciones entre el rendimiento y el crecimiento total del cultivo son, muchas veces, débiles (Egli, 1998). En el cultivo de soja, la duración del periodo vegetativo, que condiciona el crecimiento logrado antes de floración y el nivel de la materia seca total acumulada en el cultivo, no está correlacionado con el rendimiento (Egli, 1993). En cambio, se ha encontrado una correlación positiva entre el rendimiento y la acumulación de materia seca durante el período reproductivo del cultivo (Egli y Zhen-Wen, 1991; Board y Harville, 1993; Kumudini *et al.*, 2001); período durante el cual se definen los componentes numéricos del rendimiento, número y peso de granos.

Si bien la potencialidad del número de granos por unidad de superficie comienza a establecerse antes de floración, su cantidad final se define durante el período de fructificación y es altamente sensible a las condiciones ambientales que regulan la tasa de crecimiento del cultivo y la duración de dicho período (Jiang y Egli, 1993; Jiang y Egli, 1995; Board y Tan, 1995, Board *et al.*, 1995; Kantolic y Slafer, 2001, 2005, 2007). Además existen diferencias genotípicas y se ha reportado que ante una igualdad en la tasa de crecimiento del cultivo, los cultivares con alto peso promedio de semilla producen menor número de semillas que los cultivares de bajo peso de éstas (Bruening y Egli, 1999). Por otra parte, el peso final de la semilla es una función de la tasa de

acumulación de biomasa en la semilla (TCS) y del tiempo entre el inicio del crecimiento hasta madurez fisiológica (duración del llenado de la semilla; DLL). El crecimiento de los granos comienza a aumentar sostenidamente alrededor de 10 días luego de la fecundación, cuando la vaina ha alcanzado su máxima longitud (Carlson y Lersten, 1987); el tamaño potencial de los granos está condicionado, aparentemente, por eventos reproductivos tempranos, como la división de células en los cotiledones (Egli *et al.*, 1981) y el crecimiento de los carpelos (Egli, 1998). El peso final de los granos es altamente dependiente de las condiciones ambientales durante el período de llenado, existiendo relaciones estrechas entre la duración del período de llenado de las semillas y el rendimiento (Gay *et al.*, 1980; Smith y Nelson, 1987; Pfeiffer *et al.*, 1988).

Para un amplio rango de condiciones ambientales, el rendimiento del cultivo de soja esta mucho más correlacionado con el número de semillas por unidad de superficie que con el peso de las semillas (Shibles *et al.*, 1975; Egli, 1998). Sin embargo, bajo algunas condiciones de cultivo el peso de los granos puede ser una limitante importante del rendimiento (*e.g.* Calviño *et al.*, 2003) y existen, frecuentemente, relaciones negativas y compensaciones parciales entre ambos componentes numéricos (Shibles *et al.*, 1975). Frecuentemente, las reducciones en un componente del rendimiento debidas a factores de estrés pueden ser compensadas, al menos parcialmente, mediante aumentos en otro componente que se defina posteriormente en el ciclo, cuando el estrés se haya aliviado (Spaeth y Sinclair, 1984; Andriani *et al.*, 1991). En condiciones de campo, es común que frente a la ocurrencia de diferentes grados de estrés (especialmente hídrico) entre R1 y R5.5, el componente de rendimiento más afectado es el número de semillas por unidad de superficie (Andriani *et al.*, 1991). Superado el estrés, pueden presentarse diferencias genotípicas en la magnitud del aumento del peso unitario de las semillas y, por lo tanto, en el grado de compensación a través del número

de semillas producido (Andriani y Bodrero, 1995). Los mecanismos que determinan esta capacidad de compensar no están del todo claros.

Por lo tanto, todos aquellos factores que afectan el crecimiento del cultivo durante el período reproductivo afectarán, directa o indirectamente, el crecimiento de las semillas y se verán reflejados en el rendimiento final a través del número de semillas por unidad de área y/o el tamaño final alcanzado por éstas. El grado de sensibilidad de cada uno de los componentes numéricos del rendimiento a los factores abióticos (ambientales) y bióticos (insectos plaga, enfermedades, malezas, etc.), variará con el estado de desarrollo del cultivo, debido a la definición secuencial que los caracteriza.

1.2 Área foliar y rendimiento del cultivo de soja

Puesto que el crecimiento de un cultivo está directamente relacionado con la radiación interceptada por el canopeo (Gallagher y Biscoe, 1978), el tamaño y la funcionalidad del área foliar es un aspecto clave para definir el crecimiento de los cultivos. Muchas de las adversidades abióticas y bióticas a las que se exponen los cultivos a campo incluyen entre sus daños diferentes grados de reducción del área foliar que pueden producir importantes disminuciones en el rendimiento. Las insuficiencias hídricas y nutricionales limitan la expansión foliar y aumentan su senescencia (Sinclair y Horie, 1989). El granizo y algunas plagas y enfermedades reducen el área foliar a través de defoliaciones. Cuantificar el impacto en el rendimiento del cultivo de una defoliación según su momento de ocurrencia e intensidad, resulta imprescindible para la estimación de pérdidas y para la toma de decisiones agronómicas.

En el cultivo de soja, existen relaciones empíricas en la literatura científica (Gamundi *et al.*, 1981) para estimar los daños esperables en función del momento y la intensidad de los daños por defoliación. Si bien las defoliaciones ocurridas durante el

período de definición del número de semillas (R1–R5.5) están estrechamente relacionadas con caídas en el rendimiento, los efectos de la pérdida de área foliar durante el período de llenado son menos consistentes (*i.e.* Board *et al.*, 1994; Board y Harville, 1998). Además, las innovaciones tecnológicas ocurridas en el cultivo de soja en los últimos años en la Argentina (*i.e.* Méndez *et al.*, 2000; Bodrero *et al.*, 2002; Capurro *et al.*, 2003) y en el mundo (*i.e.* Ishibashi *et al.*, 2003; Edwards y Purcell, 2005) hacen suponer que dichas estimaciones pueden no ser aplicables en los sistemas productivos modernos. Este escenario productivo incluye la utilización de variedades precoces (grupos de madurez III y IV, en la Región Pampeana Central) de alto rendimiento potencial, la adopción de la siembra directa, adelantos de la fecha de siembra y reducción del espaciamiento entre líneas de siembra. El acortamiento del ciclo que se ha verificado con relación a los años 80 (Baigorri y Masiero, 1995) seguramente redujo el número de hojas producidas por planta y podría esperarse un menor IAF; sin embargo, el resto de las prácticas de manejo, pueden haber contrabalanceado estos efectos, al mejorar el estado hídrico del cultivo (Panigatti *et al.*, 2001; Álvarez y Steinbach, 2009), prolongado la estación de crecimiento (Enrico y Bodrero, 2005) y aumentado el coeficiente de extinción de la luz (espaciamiento, Flenet *et al.*, 1996). La resultante de estos cambios no está clara pero una evaluación reciente muestra que han modificado la relación cultivo-insecto-perjuicio-pérdida de rendimiento (Gamundi *et al.*, 2004). Perotti y Gamundi (2007) han determinado que los actuales cultivares de los GM III, IV y V son menos tolerantes a la defoliación en la etapa reproductiva que los cultivares de los GM VI y VII utilizados en la elaboración de los primeros umbrales de daño económico (UDE). Los UDE fueron modificados parcialmente, disminuyendo el nivel de % de defoliación tolerado según el estado fenológico para los cultivares de los GM III, IV y V.

En concordancia con la definición temporal del rendimiento y sus componentes, la sensibilidad del cultivo de soja ante una defoliación cambia a lo largo del ciclo, siendo *ca.* R5 el momento más sensible (Board *et al.*, 2010). Bajo la mayoría de las condiciones experimentales y en los estados fenológicos de R2, R5 y R6, niveles de defoliación de 17% no generan reducciones del rendimiento (Turnipseed y Kogan, 1976). En general, las defoliaciones no afectan el rendimiento cuando ocurren durante la etapa vegetativa, pero un 100% de defoliación lo reducen un 33% cuando suceden en el inicio del período de establecimiento de vainas (R3, Pickle y Caviness, 1984). Por ejemplo, para los sistemas productivos de principios de los años '80, se estimó que defoliaciones totales entre inicios (R5) y mitad de llenado de granos (R5.5) causaba disminuciones del 80% en el rendimiento (Fehr *et al.*, 1981; Goli y Weaver, 1986). En la medida que se produce el progreso del llenado de las semillas, a partir de R5 hasta madurez fisiológica (R7), disminuye la sensibilidad del rendimiento ante una defoliación (Board *et al.*, 1994, 1997). Por ejemplo, ante una situación extrema de defoliación total producida en R6.3 y en R6.6, el rendimiento se redujo un 40 y un 20% respectivamente, debido a un significativo menor tamaño de las semillas (Board *et al.*, 1994). Board *et al.* (1997) utilizaron los niveles de defoliación del 33, 66 y 100% en R6.3, generaron una disminución del 41, 56 y 100% del IAF, lo cual redujo significativamente el rendimiento en un 8, 17 y 49,3%, respectivamente. Esta reducción se debió a una disminución similar del número y peso de granos (53 vs. 47%, respectivamente) bajo 33 y 66% de defoliación, mientras que una defoliación total tuvo una reducción del rendimiento causada en un 69% por la disminución en el peso de las semillas y un 31% restante se debió a un menor número de granos. Cuando la defoliación se retrasó al estado R6.6, el rendimiento se redujo significativamente un 21,6% sólo bajo una defoliación total. Después del estado R6 (máximo tamaño de la

semilla) no se evidenciaron reducciones del rendimiento en soja con niveles de defoliación inferiores al 30% (Turnipseed y Kogan, 1976).

La mayor parte de los daños ocurridos durante el período crítico para la definición de vainas (R3-R5 +10-12 días, Board y Tan, 1995) están asociados a mermas en el número de granos logrados debido a caídas en la tasa de crecimiento del cultivo (Board *et al.*, 1997). En esta fase, una defoliación del 33% no produjo pérdidas de rendimiento, mientras que un 66% redujo un 25% el mismo (Thomas *et al.*, 1974). El aumento en el nivel de la defoliación disminuye el rendimiento en la medida que provoca una reducción en la intercepción de la luz que se traduce en una disminución de la fotosíntesis del canopeo y consecuentemente en una disminución de los fotoasimilados disponibles para el establecimiento de vainas. Existe amplia evidencia de que las defoliaciones durante esta etapa reducen el principal componente del rendimiento del cultivo, el número de granos por unidad de superficie (Caviness y Thomas, 1980; Higgins *et al.*, 1984; Goli y Weaver, 1986; Board y Harville, 1993). Estas reducciones del rendimiento serán proporcionales a la pérdida de capacidad de interceptar radiación que sufra el cultivo, a menos que se produzcan modificaciones en la eficiencia de utilización de la radiación para formar biomasa o en la partición.

Estudios realizados cuando el número de vainas ya estaba definido, que utilizaron tanto técnicas de infestación natural de plagas (50% de reducción del IAF en Ingram *et al.*, 1981) como defoliación artificial con diferentes intensidades (66 y 100% en Egli y Leggett, 1976; 100% en Fehr *et al.*, 1981; Goli y Weaver, 1986; Board *et al.*, 1994; 33, 66 y 100% en Board *et al.*, 1997; reducción del 80% de la materia seca foliar en Munier-Jolain *et al.*, 1998a), informaron pérdidas de rendimiento como consecuencia de reducciones en el tamaño de las semillas que oscilaron entre un mínimo de 3,2% y un máximo de 38,1%, señalando la importancia del tamaño de la fuente en el crecimiento

de las mismas. Board *et al.* (1994) evaluaron la respuesta de una misma variedad en dos años diferentes ante una defoliación total en R6.3 y en R6.6 y sugirieron que la magnitud de la disminución del peso de los granos y del rendimiento dependería más de la relación fuente/destino establecida durante el período de llenado que del nivel de defoliación; posteriormente Board (2004) determinó que ante una similar intensidad de defoliación pueden o no producirse caídas en el rendimiento. Por lo tanto, no resultan tan claros los mecanismos que regulan las respuestas a las defoliaciones sobre el rendimiento una vez que se ha establecido el número de granos.

Para poder realizar estimaciones de las pérdidas producidas por defoliaciones tardías que sean relativamente independientes de los sistemas de producción (cultivos en diferente fecha de siembra, densidad, distancia entre hileras, GM utilizado, etc.), resulta prioritario entender los efectos de las defoliaciones a través de las bases funcionales que definen el crecimiento de las semillas.

1.3 El crecimiento de los granos y las limitaciones por fuente y por destino

El crecimiento de los granos en soja está usualmente limitado por fuente, *i.e.* fotosíntesis del canopeo (Egli y Crafts-Brandner, 1996; Egli, 1999). Sin embargo, en algunos casos se manifiestan limitaciones por destinos ante la incapacidad de estos de utilizar los fotoasimilados producidos por la fuente (Board *et al.*, 1995). Esto último se produce en situaciones de baja fijación de semillas, donde la causa de la cesación de su crecimiento pasaría a ser el tamaño potencial de las mismas (Munier-Jolain *et al.*, 1996). Las limitaciones por destino son bastante infrecuentes y estarían asociados a aumentos tardíos de la fotosíntesis producidos cuando las semillas ya no pueden responder al incremento de fotoasimilados (Egli, 1999). Esto último, sumado a que el contenido hídrico de las mismas puede aumentar hasta que las semillas han acumulado *ca.* 80% de

su peso final (Egli, 1998; Borrás *et al.*, 2004) permiten suponer que la soja responde a cambios en la disponibilidad de asimilados por semilla hasta muy avanzada la fase de llenado.

Frecuentemente las limitaciones por fuente están asociadas con el comienzo de la senescencia foliar, ocurriendo el decaimiento de la fotosíntesis del canopeo (Larson *et al.*, 1981) en conjunto con el agotamiento de las reservas de nitrógeno que son removilizadas desde las partes vegetativas de la planta (Weaver y Morris, 1982). Los niveles de radiación se reducen progresivamente a medida que avanza el llenado de las semillas, acentuando las limitaciones por fuente generando una menor producción de asimilados por unidad de área foliar (Egli, 1999; Borrás *et al.*, 2004).

Para comprender las bases funcionales de las respuestas de las semillas ante cambios en la disponibilidad de asimilados, resulta útil analizar los parámetros que caracterizan la dinámica del crecimiento de las mismas, que a saber son: la tasa diaria de crecimiento de las semillas y la duración del período efectivo de llenado. De acuerdo a las evidencias disponibles, frente a reducciones en la cantidad de asimilados lo que implica una disminución de la relación F/D durante el llenado de los granos generadas con defoliaciones artificiales que simulan el accionar de insectos fitófagos y la reducción de la radiación incidente por sombreo que simulan períodos prolongados con nubosidad, la tasa de crecimiento de las semillas puede reducirse (*i.e.* Egli *et al.*, 1989; Board *et al.*, 1994) o no modificarse (Munier-Jolain *et al.*, 1998a). Mientras que un aumento de la relación F/D por eliminación de frutos (Egli *et al.*, 1985) o por elevadas concentraciones de sacarosa en cultivo *in vitro* de cotiledones (Egli *et al.*, 1989) aumentan la tasa de crecimiento de las semillas. Asimismo, con defoliaciones de 66 y 100% en R6.3 y R6.6 (Board *et al.*, 1994, 1997) y con un 80% de reducción de la materia seca de hojas respecto al testigo (Munier-Jolain *et al.*, 1998a) se han reportado

acortamientos o, incluso alargamientos del período efectivo de llenado frente a disminuciones de la relación fuente/destino provocadas por una reducción de *ca.* 60% de la radiación fotosintéticamente activa incidente (Egli *et al.*, 1985). Con respecto a las defoliaciones, los trabajos de Board *et al.* (1997) concluyeron que una defoliación total en R6.3 afectaría el tamaño de la semilla a través de la disminución de la tasa de crecimiento de las semillas y la duración del llenado de las mismas. En tanto que una defoliación moderada (reducción de la intercepción de la radiación al 84,6%) sólo reduciría la duración del período efectivo de llenado. Además del momento y de la intensidad de las modificaciones fuente/destino, también es probable que la magnitud de los efectos sobre el crecimiento de las semillas varíe con el estado de desarrollo y la posición de las mismas en las plantas. Una vez que las semillas de una posición morfológica dada inician el crecimiento efectivo a una determinada tasa de llenado, su peso final promedio depende estrechamente de la duración del período de llenado, el cual está en función de la disponibilidad de carbohidratos en relación con el número de granos establecidos (Munier-Jolain *et al.*, 1998a).

Además de responder a las relaciones fuente/destino, la dinámica de crecimiento de las semillas de soja está, de alguna manera, relacionada con su tamaño potencial. Existe una relación inversa entre el número de semillas fijado y la tasa de crecimiento de las semillas (Egli y Zhen-Wen, 1991; Egli, 1993), y a su vez esta última está positivamente correlacionada con el tamaño final de la semilla (*i.e.* Egli *et al.*, 1981). Sin embargo, existen genotipos que exhiben un amplio rango en el tamaño final de las semillas sin presentar variaciones en la tasa de crecimiento de las mismas (Swank *et al.*, 1987). Si bien, las diferencias entre genotipos en el tamaño de los granos se asocian a variaciones en la tasa y/o duración, la tasa tiene mayor relación con el peso final. A su vez dichas diferencias genéticas en tasa de crecimiento están asociadas a cambios en el

número de células que se inician en los cotiledones durante las etapas tempranas del desarrollo de las semillas (Egli *et al.*, 1981). Las relaciones hídricas de las semillas son buenos indicadores del progreso de los granos. En las semillas de soja, el porcentaje de agua es superior al 80% de su peso en los estados iniciales del desarrollo de las semillas y disminuye progresivamente durante el período de llenado, hasta que se alcanza la madurez fisiológica cuando el porcentaje de humedad es cercano al 550-590 gr kg⁻¹ (Egli, 1990; Egli y TeKrony, 1997). Existe una relación positiva y estrecha entre la cantidad máxima de agua por semilla y su tamaño final (Swank *et al.*, 1987; Borrás *et al.*, 2004). La dinámica de las relaciones hídricas de los granos es afectada por cambios en la relación fuente/destino en soja (Egli, 2004) y otras especies (*ie.* Borrás *et al.*, 2003; Gambín y Borrás, 2007; Sala *et al.*, 2007).

1.4 El crecimiento de las semillas y las reservas

Realizando una síntesis de investigaciones relacionadas con la disminución del peso de las semillas de soja frente a defoliaciones o sombreos durante el llenado, Borrás *et al.* (2004) encontraron que las reducciones en la relación fuente/destino no reducen en forma proporcional el peso de los granos, sugiriendo la contribución de reservas en el crecimiento de los granos. La dinámica de acumulación de almidón en hojas, tallos y frutos durante el período reproductivo (Dunphy y Hanway, 1976) permite evidenciar los cambios en los niveles de reservas que contribuyen al crecimiento de los granos. En ausencia de estrés, durante la última parte del llenado de semillas las concentraciones de almidón en hoja pueden caer de 16 a 8%, indicando que las reservas son removilizadas (Egli *et al.*, 1980). Sin embargo, se pueden alcanzar mayores niveles de removilización bajo condiciones de estrés durante el llenado efectivo de semillas y/o ante un incremento de la demanda de los destinos (Streeter y Jeffers, 1979, Westgate *et al.*,

1989). Board y Harville (1998) sostienen que el almidón en hoja puede caer hasta el 4% y también disminuye su concentración en tallos, pecíolos y paredes de frutos, indicando que aún más reservas que las contenidas en hojas pueden ser removilizadas. No obstante, pareciera que tanto los tallos como los pecíolos de la soja son menos eficientes que las hojas en removilizar los carbohidratos hacia las semillas en desarrollo, proveyendo solamente una limitada capacidad *buffer* ante una reducción de la capacidad asimilatoria de la planta durante el llenado de los granos (Allen *et al.*, 1988). En la soja la disminución del contenido de carbohidratos solubles en los tallos ocurre en etapas posteriores del llenado de los granos, mientras que en otros cultivos como el maíz y el girasol esto sucede a inicios del llenado rápido de las semillas (Andrade y Ferreiro, 1996).

Board y Harville (1998) con una defoliación parcial durante el período de llenado efectivo de las semillas redujeron significativamente la intercepción de la radiación entre un 20 y 40% respecto al testigo. Midieron un incremento en la removilización del almidón almacenado previo al inicio del llenado, cuya contribución al rendimiento pasó del 11% en el control al 28,4% en el tratamiento parcialmente defoliado. Este incremento en la removilización condujo a que el tamaño de la semilla se mantenga relativamente estable a pesar de las fuertes modificaciones en la capacidad fotosintética del cultivo. Además, sugirieron que la removilización de reservas serviría como un mecanismo para evitar tamaños sub-óptimos de semilla cuando la tasa de crecimiento del cultivo se reduce durante el período del llenado efectivo, pero no resultaría efectivo para lograr tamaños de semilla por encima de los niveles normales cuando el número de semillas se reduce como consecuencia de una baja tasa de crecimiento del cultivo anterior al período de llenado efectivo. Una reducción del número de semillas posterior al inicio del llenado efectivo de las mismas sólo podría ser

compensada total o parcialmente por aumento del tamaño de las semillas remanentes a través de un aumento de la duración del período de llenado y de la tasa de crecimiento de las semillas (Board y Harville, 1998), aunque las bases de este comportamiento se desconocen.

1.5 Las defoliaciones y la estimación de pérdidas en el rendimiento en soja

Considerando las bases ecofisiológicas que controlan el crecimiento de los granos, una defoliación tardía puede disminuir la producción de asimilados durante el llenado, e incluso puede contribuir a disminuir la removilización por la pérdida de las reservas almacenadas en hojas. Asimismo, la tolerancia a la defoliación tardía aumentaría ante condiciones de bajo número de granos fijados, ya que la reducción de la relación fuente/destino sería menor que en condiciones de alto número de granos fijados. Más aun, puede suponerse que en las variedades precoces de uso actual (con bajo IAF y menor biomasa acumulada), tendrían una menor tolerancia a la defoliación tardía que las variedades que se utilizaban hace dos décadas (Baigorri y Masiero, 1995). Cuando se elaboraron la mayor parte de las recomendaciones para manejar las defoliaciones en los cultivos (Gamundi *et al.*, 1981), los cultivares más difundidos tenían, en promedio, 150-165 días de ciclo total (Macor y Bodrero, 1985) mientras que actualmente se utilizan variedades con ciclos que no superan los 120 días (Enrico *et al.*, 2006). Si bien el rendimiento no guarda una relación estrecha con el ciclo del cultivo (Egli, 1993), existe una relación directa entre la biomasa producida y la longitud del ciclo, asociada a un mayor índice de área foliar en los cultivos de ciclo largo (Egli, 2011). De hecho, los cultivares con prolongados períodos de crecimiento vegetativo, pueden ser más tolerantes a la ocurrencia de un estrés durante dicho período porque la reducción en el crecimiento del cultivo y en el IAF puede ocurrir sin reducir la

intercepción de luz y comprometer al rendimiento (Lawn, 1989; Jiang y Egli, 1995; Andrade et al., 2002). Por lo tanto, las estimaciones del impacto de una defoliación tardía sobre el rendimiento deberían tener en cuenta el IAF y la biomasa generada por el cultivo.

En cultivos comerciales de soja, frente a diferentes situaciones de defoliación ocasionadas por el accionar de insectos u otras adversidades la estimación de las pérdidas de rendimiento o las recomendaciones para efectuar el control de las adversidades, se basan en la utilización de umbrales de daño económico (*e.g.* Gamundi *et al.*, 1981; Massaro, 2005; Perotti y Gamundi, 2007). Estos umbrales se basan, generalmente, en el área foliar removida y/o el porcentaje de defoliación, como un estimador directo del daño que ha sufrido el cultivo. Sin embargo, un umbral de daño económico que se base en el porcentaje de defoliación es funcionalmente incompleto, ya que una misma pérdida de área foliar tendrá un impacto diferente sobre la intercepción de radiación en plantas con tamaños de canopeo muy disímiles (Malone, 2001).

La mayor parte de los modelos empíricos que se encuentran en la bibliografía nacional (Gamundi *et al.*, 1981; Perotti, *et al.*, 2010) e internacional (Turnispseed y Kogan, 1987; Zeiss y Klubertanz, 1994) proponen estimar la reducción del rendimiento por efecto de la defoliación en diferentes estadios de crecimiento utilizando únicamente el porcentaje de defoliación; algunos, excepcionalmente, contemplan la interacción entre el porcentaje de defoliación y el porcentaje de remoción de vainas (Kogan y Turnispseed, 1980). Por otro lado, los modelos que incluyen el área foliar remanente (determinada a través del IAF) predicen mejor el rendimiento que aquellos que solo contemplan el área foliar removida (Herbert, *et al.*, 1992; Klubertanz, *et al.*, 1996). Ninguno de los modelos existentes considera el nivel de granos fijado en el cultivo al

momento de producirse la defoliación ni tampoco considera la variabilidad genotípica en el peso final de los granos. Esta última característica, asociada a la compensación genotípica entre el peso y el número de semillas, debería ser considerada para estimar las demandas de asimilados para su crecimiento. Por lo tanto la formulación de un modelo de estimación de pérdidas de rendimiento por defoliaciones tardías debería contemplar estos conceptos, considerando los niveles de área foliar y biomasa remanentes, la cantidad de vainas y semillas fijadas y el peso potencial del grano de la variedad a modelar.

2 Objetivos e hipótesis

El **Objetivo general** de la tesis fue: Obtener una aproximación cuantitativa para estimar las pérdidas del rendimiento en diferentes genotipos de soja ante alteraciones de la relación fuente/destino debidas a defoliaciones tardías, desvainado y a la combinación de ambos factores, basada en el entendimiento de las bases funcionales que definen el crecimiento de las semillas.

Este objetivo, se desglosa en tres **objetivos particulares**:

1. Cuantificar las reducciones en el rendimiento y sus componentes frente a cambios en la relación fuente/destino, provocados por diferentes intensidades de defoliación y desvainado durante el período de llenado de granos, en cultivares de soja de similar rendimiento y diferente peso promedio de semillas
2. Determinar los efectos de las alteraciones en la relación fuente/destino producidas durante el período de llenado de granos, sobre la dinámica de crecimiento de las semillas.

3. Estimar el aporte de la removilización aparente de reservas en el llenado de granos frente a cambios en la relación fuente/destino, a partir de R6, para genotipos de soja del GM III y IV.

Hipótesis asociadas al objetivo específico 1 son:

- 1.1. Al producirse disminuciones de la relación fuente/destino a mitad del llenado (R5.5) de los granos, las reducciones del rendimiento y peso de los granos están más asociadas a la relación fuente/destino establecida en el momento de la defoliación, que al nivel de defoliación *per se*.
- 1.2. Para una misma reducción de la relación fuente/destino, los genotipos con mayor peso promedio de las semillas, presentarán una mayor reducción de su peso final por efectos de una defoliación tardía.

Hipótesis asociadas al objetivo específico 2 son:

- 2.1. Defoliaciones producidas a mitad del llenado (R5.5) modifican más la duración del período de llenado que la tasa de crecimiento de las semillas.
- 2.2. A medida que se reduce la relación fuente/destino, se adelanta el momento en el que las semillas alcanzan su máximo contenido de agua, reduciendo, consecuentemente, su tamaño final.

Hipótesis asociadas al objetivo específico 3 son:

- 3.1. A medida que se reduce la relación fuente/destino se incrementa la movilización de reservas desde órganos vegetativos.
- 3.2. Frente a un mismo cambio en la relación fuente/destino producida por defoliación, existe una respuesta diferencial de los genotipos en reducir el peso final de las semillas, que determina su capacidad de sostener la tasa y duración del llenado mediante la movilización de reservas.

CAPÍTULO 2

DESCRIPCIÓN DE LOS EXPERIMENTOS A CAMPO

Para poner a prueba las hipótesis se plantearon ensayos a campo durante tres ciclos de cultivo de soja (campañas 2005/2006, 2006/2007 y 2008/2009) bajo las condiciones edafoclimáticas del área de estudio de Oliveros (sur de Santa Fe). En este capítulo se describen los aspectos generales de los experimentos a campo y algunos de los métodos empleados en ellos. Se describen los tratamientos aplicados y se fundamenta la elección de las variedades utilizadas.

1. Sitio Experimental

Los ensayos se condujeron en la Estación Experimental Agropecuaria Oliveros del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (I.N.T.A.) ubicada en el sur de la provincia de Santa Fe (32° 33' Lat. Sur, 60° 51' Long. Oeste). El cultivo de soja se implantó en un lote con más de 30 años de agricultura, los últimos diez años manejados con siembra directa, siendo soja el cultivo antecesor.

1.1 Suelo

El suelo esta caracterizado como un Argiudol típico Serie Maciel, de textura franco-limosa. El perfil se caracteriza por presentar un horizonte A de 30 cm franco limoso y una transición hasta el horizonte argílico de 12 cm. Un horizonte textural con 45% de arcilla de 75 cm. La profundidad total del perfil es de 240 cm y no presenta limitaciones para el desarrollo de cultivos agrícolas.

Previo a la siembra de los experimentos, se realizaron muestreos del perfil del suelo en diferentes profundidades según el año con barreno sobre el barbecho previo a la siembra para determinar contenido inicial de azufre de Sulfatos ($S-SO_4^-$), fósforo (P), porcentaje de materia orgánica (% MO) y pH en todos los experimentos (Tabla 2.1) y en los experimentos 2 y 3 se midió la conductividad eléctrica para descartar problemas de salinización por riego. Los parámetros de calidad del agua utilizada para riego están descriptos en la Tabla 2.2. Los sulfatos fueron extraídos con fosfato de calcio y cuantificados a través de turbidimetría utilizando cloruro de bario (metodología SAMLA adaptada de Chesnin, L. y Yien, C.H., 1950). El fósforo se evaluó con el método de Bray-Kurts N° 1 (1945). La MO fue determinada por el método de Walkley-Black (1934) de digestión húmeda. El potencial de hidrógeno (pH) fue medido con un potenciómetro con electrodos combinados (Reed y Cummings, 1945). La conductividad eléctrica se evaluó con un conductivímetro con celdas con electrodos platinizados.

Tabla 2.1 – Análisis de suelo en los ensayos a diferentes profundidades.

Año	Profundidad	Azufre $S-SO_4^-$ (ppm)	Fósforo P (ppm)	Materia orgánica MO (%)	Potencial H ¹ pH	Conductividad eléctrica 1:2,5 mS
Experimento 1 2005-06	0 - 20 cm	0	18,4	2,1	5,89	s/d
	20 - 40 cm	0	18,4	s/d	6,18	s/d
	40 - 60 cm	0	17,0	s/d	6,49	s/d
Experimento 2 2006-07	0 - 10 cm	8,3	11,3	2,07	6,63	0,090
	10 - 20 cm	7,3	s/d	s/d	6,45	0,070
Experimento 3 2008-09	0 - 10 cm	3,7	20,0	2,84	5,82	0,134
	10 - 20 cm	3,0	10,0	2,01	5,75	0,090

s/d: sin datos. **Fuente:** Laboratorio de Suelos EEA INTA OLIVEROS.

Tabla 2.2 – Análisis del agua: pH, conductividad, bicarbonatos, dureza total, Sulfatos, Sodio y RAS. Perforación ubicada en EEA Oliveros INTA. Acuífero Puelche.

Parámetro	Lectura
pH	7,8
Conductividad	1,4 mS
Bicarbonatos	600 mg./L
Dureza Total	80 mg./L como CaCO ₃
Sulfatos	21 mg./L
Sodio	270 mg./L
RAS	14

Fuente: Laboratorio de Suelos EEA INTA OLIVEROS. Mayo de 2005.

1.2 Clima y condiciones meteorológicas

La información climática de los experimentos y de los datos históricos fue obtenida en la Estación Agrometeorológica de la Estación Experimental Agropecuaria Oliveros del INTA, ubicada a 100 m de los ensayos. En Oliveros, la precipitación media anual es de 1048 mm (promedio de 54 años de datos climáticos). El 69,8% de las precipitaciones (731,5 mm) ocurren en el semestre noviembre – abril, coincidente con la estación de crecimiento del cultivo de soja, siendo los meses de julio y agosto aquellos que presentan los promedios históricos más bajos. Durante el ciclo del cultivo de soja (noviembre a abril) la precipitación media es de 731 mm. La temperatura máxima media anual es de 23,5 °C y la mínima media anual 12°C. En el periodo noviembre – abril (promedio de los últimos 10 años) las mismas son 27,7 y 16,6 °C, respectivamente. Los valores medios de ocurrencia decádica de precipitaciones y temperatura máxima, mínima y media durante el periodo noviembre-abril se muestran en la Figura 2.1.

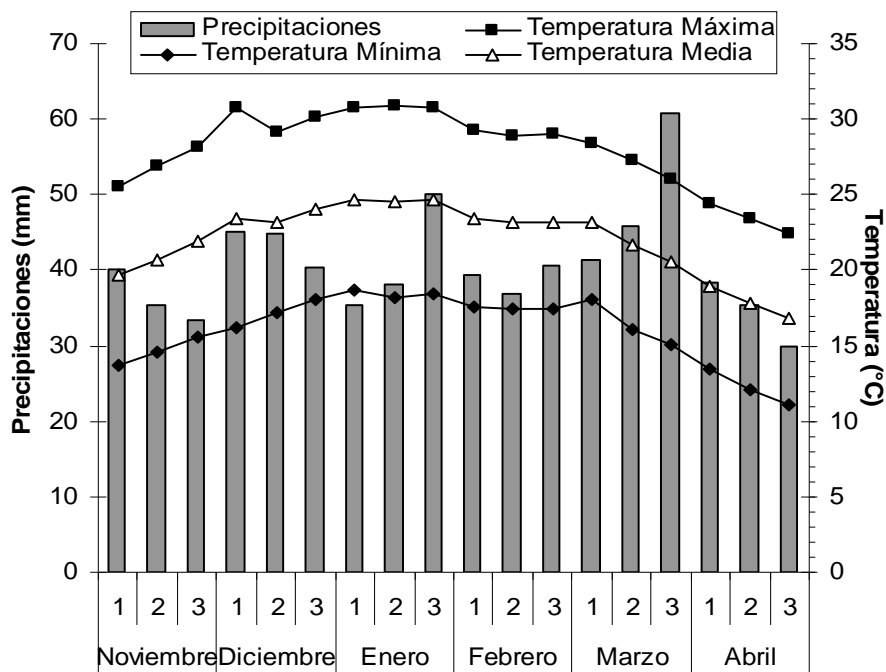


Figura 2.1 - Valores medios de ocurrencia decádica de precipitaciones y temperatura máxima, mínima y media del aire durante el periodo noviembre-abril correspondiente a la serie histórica 1954-2010 de la Estación Agrometeorológica de la EEA INTA Oliveros

Durante los experimentos se obtuvieron datos de radiación solar global y temperaturas máxima y mínima diarias del aire y precipitaciones. Se registraron la precipitación diaria, la radiación solar diaria y las temperaturas máximas y mínimas diarias, a partir de las cuales se calculó la temperatura media del aire. Se calcularon las precipitaciones y la radiación solar acumuladas en los períodos R3-R6, R5-R6, R6-R7 y R5-R7, correspondiendo respectivamente a: período crítico de fijación del número de granos, primera y segunda parte del llenado de granos y período de llenado de granos. (Tabla 2.3).

La determinación de los estados fenológicos del cultivo se realizó a intervalos de 2 a 3 días en áreas predefinidas de cada parcela, excluyendo las borduras; para ello se registró la ocurrencia de los estadios reproductivos como la fecha en la que el 50% de las plantas del área alcanzó la morfología descrita por Fehr y Caviness (1977).

Tabla 2.3 – Condiciones climáticas durante el período crítico (R3-R6) y el llenado de las semillas (R5-R7), y sus sub-fases R5-R6 y R6-R7 en las tres campañas.

Cultivar	CAMPAÑA	Fase fenológica	Variables climáticas					
			TMIN	TMAX	TMED	PRECIP	SOL_RAD	XSOL_RAD
Mireya 4.2 RR	2005/06	R3 - R6	18,6	30,3	24,5	152,8	16,07	610,70
ACA 480 GR			17,6	28,5	23,1	179,8	14,39	518,10
DM 3700 RR	2006/07		17,9	30,0	24,0	28,5	17,14	582,70
A 4613 RG			17,4	29,7	23,6	53,0	16,44	608,30
A 4613 RG	2008/09		18,2	29,4	23,9	315,4	17,43	697,20
ACA 480 GR			18,1	29,1	23,7	253,0	17,54	649,10
Mireya 4.2 RR	2005/06	R5 - R7	16,8	27,6	22,2	129,6	13,80	538,10
ACA 480 GR			16,7	27,1	21,9	148,5	12,42	459,60
DM 3700 RR	2006/07		17,8	28,8	23,3	309,9	14,78	664,90
A 4613 RG			17,3	28,7	23,0	306,6	14,98	689,20
A 4613 RG	2008/09		17,6	29,7	23,7	194,3	17,37	799,00
ACA 480 GR			17,9	29,4	23,7	194,3	17,11	633,20
Mireya 4.2 RR	2005/06	R5 - R6	17,9	28,8	23,4	31,1	15,69	329,50
ACA 480 GR			17,4	27,4	22,4	58,1	13,27	278,70
DM 3700 RR	2006/07		17,8	30,1	23,9	23,3	16,73	351,30
A 4613 RG			16,4	30,0	23,2	26,9	16,50	379,50
A 4613 RG	2008/09		18,4	29,7	24,1	182,8	17,87	446,80
ACA 480 GR			18,6	29,1	23,9	184,8	17,15	411,50
Mireya 4.2 RR	2005/06	R6 - R7	15,5	26,4	21,0	99,1	11,82	224,50
ACA 480 GR			15,7	26,8	21,3	90,4	11,61	197,30
DM 3700 RR	2006/07		17,8	27,9	22,9	286,6	13,30	332,40
A 4613 RG			18,1	27,6	22,9	279,7	13,48	323,50
A 4613 RG	2008/09		16,9	29,7	23,3	11,5	16,83	370,30
ACA 480 GR			16,8	29,7	23,2	11,2	16,94	237,10

Referencias: TMIN: Temperatura Mínima Diaria Promedio; TMAX: Temperatura Máxima Diaria Promedio; TMED: Temperatura Media Diaria Promedio; PRECIP: Precipitaciones acumuladas; SOL_RAD: Radiación Solar Promedio ($\text{MJ.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$); XSOL_RAD: Radiación Solar Acumulada (MJ.m^{-2})

En la campaña 2005/06 (experimento 1), el llenado de las semillas (R5 – R7) se produjo con un menor nivel de radicación y temperaturas mínimas y máximas medias más bajas respecto a las campañas 2006/07 (experimento 2) y 2008/09 (experimento 3) debido a un menor n° de días soleados (ver SOL_RAD en Tabla 2.3). En el experimento 2, la temperatura media mínima del periodo noviembre-abril fue de 17,5 °C, un 9,3% superior al promedio histórico para el mismo periodo. El experimento 3 tuvo durante el período crítico del cultivo (R3-R6) una mayor radiación solar acumulada respecto a los otros experimentos, y esto se debió a una mayor cantidad de días luminosos (Tabla 2.3). Durante este experimento se desarrollo una sequía extrema y se desarrollo un ambiente con gran amplitud térmica (ver TMIN y TMAX en Tabla 2.3), la cual fue mayor a las registradas en los experimentos 1 y 2.

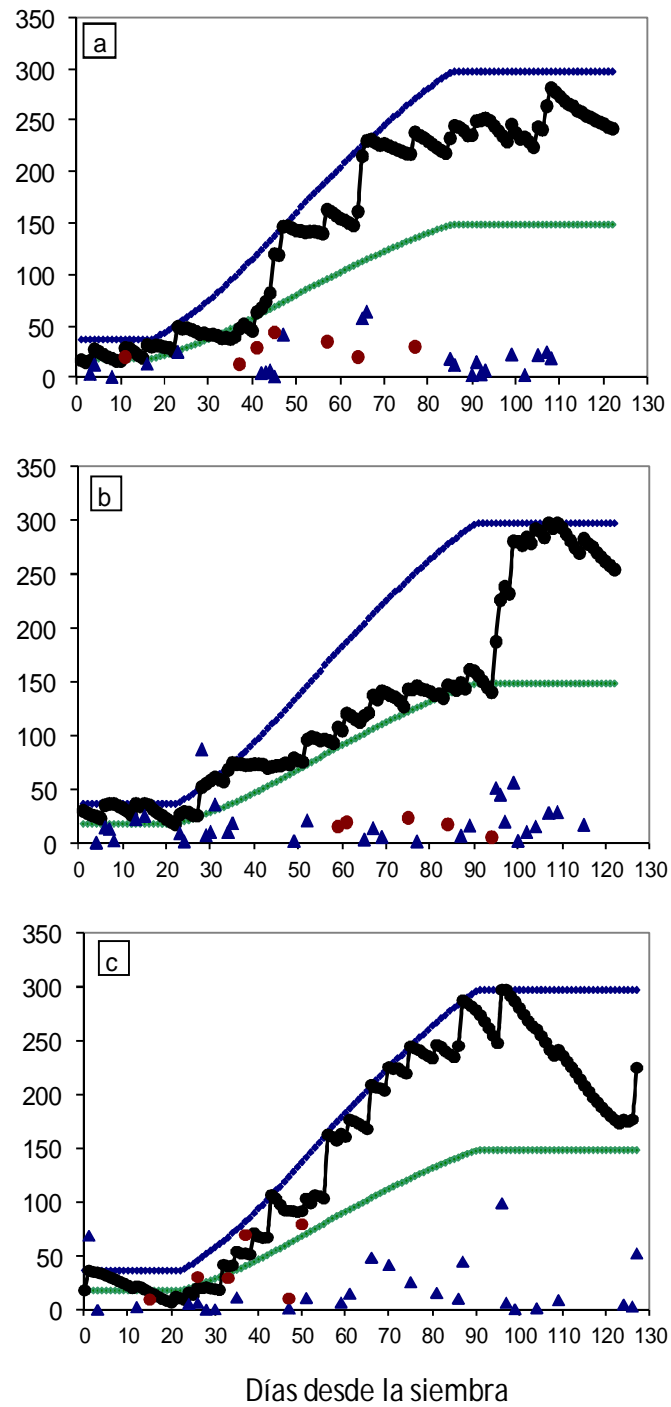
1.3 Determinación del agua en el suelo y de las necesidades de riego

Para calcular el balance hídrico diario del cultivo se utilizo como base la ecuación de Allen *et al.* 2006 que figura en el boletín Estudio Riego y Drenaje (FAO 56) modificada por Andriani (2012) para este experimento:

$$AU_n = A_{n-1} - ETC + NADr + PE + R$$

Dónde: AU_n : agua útil el día n; AU_{n-1} : agua útil el día anterior; n: días desde siembra; ETC: evapotranspiración del cultivo; NADr: Nuevo aporte de agua disponible por crecimiento de las raíces; PE: lluvia efectiva (Precipitaciones – Escurrimiento superficial); R: riego.

Para calcular la evapotranspiración potencial (ETP) por la formula de Penman y Monteith (FAO 56, 1998) se utilizaron los datos meteorológicos obtenidos de la Estación Agrometeorológica de la EEA INTA Oliveros. La ETC se calculo con la ETP y los coeficientes de cultivo para soja obtenidos por Andriani (1999). La lluvia efectiva fue calculada utilizando las precipitaciones diarias y la ecuación de escurrimiento de Dardanelli *et al.* (2010). Para el cálculo de agua disponible diario en el suelo se tuvo en cuenta la tasa de crecimiento de las raíces de soja (Andriani, 2000) y las constantes hídricas de los suelos Argiudoles (Andriani, 2006), expresando el contenido de agua en el suelo como mm de agua útil diaria (Figura 2.2 a – c). Para ajustar el balance hídrico diario del cultivo, se realizaron mediciones periódicas del contenido de humedad del suelo hasta 2 m de profundidad. Para ello se utilizó un equipo de sonda de neutrones marca Troxler modelo 3200 (EEUU). En base a ello, mediante riego por goteo se mantuvo el contenido de agua útil a niveles iguales o superiores al 60%, valor que asegura que el cultivo de soja permanezca en un adecuado estado hídrico (Dardanelli *et al.*, 1991).



Figuras 2.2 – Agua útil diaria en el perfil del suelo explorado por las raíces en experimentos 1 (a), 2 (b) y 3 (c). Referencias: línea azul: capacidad máxima de agua disponible, línea verde: límite de estrés hídrico, línea con puntos negros: agua útil existente, triángulos azules: lluvias diarias y círculos bordó: riego diario.

2 Descripción de las condiciones de cultivo y tratamientos

2.1 Cultivo

Las siembras se realizaron el 25, 21 y 28 de noviembre en el año 2005, 2006 y 2008 respectivamente. El cultivo fue implantado utilizando una sembradora de siembra directa Ingeniería Powell con surcos distanciados a 70 cm, a una densidad de 42 semillas m² a la siembra, logrando a cosecha 38, 24 y 36 plantas m⁻² en promedio, para el primer, segundo y tercer año experimental, respectivamente. Durante el tercer año, uno de los tratamientos (100% de defoliación, ver más adelante) tuvo una densidad lograda (20 plantas m⁻²) inferior al resto. La superficie de cada parcela fue de 22,4 m² (2,80 m. de ancho por 8 m de largo). Se utilizó el distanciamiento de 70 cm entre hileras por ser el que permitiría la aplicación de los tratamientos de defoliación y desvainado sin ocasionar daños mayores al cultivo. Asimismo en un estudio de Hammond *et al.* (2000) en donde se evaluaron 4 niveles de defoliación artificial en soja sembrada en diferentes espaciamiento entre líneas de siembra, se comprobó que el impacto sobre el rendimiento fue similar en los tres espaciamientos (19, 38 y 75 cm.). Perotti y Gamundi (2007) en INTA EEA Oliveros corroboraron la ausencia de interacción entre espaciamiento x nivel de defoliación en un ensayo con defoliaciones naturales y utilizando los espaciamientos de 26, 52 y 70 cm entre hileras.

Durante el barbecho se fertilizó al voleo con un fertilizante mezcla a una dosis de 136 kg ha⁻¹ de azufre, 170 kg ha⁻¹ de calcio y 1 kg ha⁻¹ de magnesio, con el doble propósito de mejorar la nutrición del cultivo y contrarrestar los efectos negativos de la dureza del agua utilizada para el riego de las parcelas (Vernizzi, A. comunicación personal, 2005). En el tercer año de experimentos se aplicó una fertilización con 10 kg de fósforo ha⁻¹ y 6 kg de azufre ha⁻¹ (50 kg ha⁻¹ de Superfosfato Simple) al voleo pre-siembra para asegurar condiciones no limitantes para el cultivo). La semilla fue

inoculada con bacterias de *Bradyrhizobium japonicum* para asegurar el aprovisionamiento de N₂ a través de la fijación simbiótica del nitrógeno.

El cultivo no tuvo limitaciones en la disponibilidad de agua, excepto un breve período con estrés hídrico en el experimento 2, donde el contenido de agua útil osciló alrededor de valores del 50% y fue coincidente con la suspensión del riego para la aplicación de los tratamientos (Figura 2.5 b). Se controlaron las malezas realizando un barbecho con 4 l ha⁻¹ de sal amónica del N-fosfonometilglicina (glifosato). En pre-emergencia del cultivo se aplicó una mezcla de 600 cm³ ha⁻¹ de flumetsulam + 1000 cm³ ha⁻¹ de S-metolacloro. Posteriormente se realizó un nuevo control de malezas con una aplicación de 4 lts ha⁻¹ de glifosato antes que el cultivo cerrase el surco.

Se controlaron las malezas, insectos y enfermedades con productos convencionales. Se realizó un control preventivo de enfermedades foliares mediante dos aplicaciones cuando el cultivo se encontraba en los estados fenológicos de R3 y en R6 (post-aplicación de tratamientos) con 500 cm³ ha⁻¹ de azoxistrobina + cyproconazole. En todas las campañas en pre-emergencia del cultivo se realizaron aplicaciones de 25 cm³ ha⁻¹ del insecticida fipronil para proteger el cultivo del ataque de insectos de suelo y hormigas. Para el control del complejo de las isocas defoliadoras (*Rachiplusia nu*, *Anticarsia gemmatalis*, *Spodoptera latifascia* y *Spodoptera frugiperda*) se utilizó 500 cm³ ha⁻¹ de lufenurón + propenofós. En el llenado de los granos ante las recurrentes infestaciones del cultivo por el complejo de chinches constituido fundamentalmente por *Nezara viridula*, *Piezodorus guildinii* y *Edessa mediatibunda* se realizaron recurrentes aplicaciones con 250 cm³ ha⁻¹ de Tiametoxan + Lambdacialotrina. Durante el segundo año de experimentos se debió realizar una aplicación contra el complejo de tucuras utilizando 800 cm³ ha⁻¹ de Clorpirifós. Durante la tercera campaña de experimentos se registró la aparición de trips y arañuelas, que fueron controladas en dos oportunidades

con Lufenurón + Profenofós (15 + 150 g.i.a ha⁻¹). El daño mayor de estos insectos quedó restringido a las hojas basales de las plantas. Además se produjeron ataques muy tempranos en el ciclo del cultivo de una plaga secundaria como es la “Oruga Bolillera” (*Heliothis zea*), que no fue exitosamente controlada en algunos sectores del experimento, generando daños en los ápices de las plantas, menor altura y ramificación abundante; esta condición fue tomada en cuenta al asignar los tratamientos y definir las áreas de muestreo.

2.2 Diseño Experimental y Tratamientos

Se utilizó un diseño en parcelas divididas en bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Las variedades fueron la parcela principal y los tratamientos la subparcela, formados a partir de los diferentes niveles de defoliación y sus combinaciones con los niveles de vainas. En el experimento 1 (campaña 2005-2006) se establecieron siete tratamientos producto de la combinación de 3 niveles de fuente (0, 67 y 100% de defoliación) y de 2 niveles destinos (0 y 40% de desvainado) más un tratamiento anexo con diferente nivel de fuente (33% de defoliación). En el experimento 2 (campaña 2006-2007) se aplicaron seis tratamientos resultantes de una combinación factorial de 3 niveles de fuente (0, 33 y 67% de defoliación) y de 2 niveles de destino (0 y 40% de desvainado). En el experimento 3 (Campaña 2008-2009) se establecieron siete tratamientos producto de la combinación de 4 niveles de fuente (0, 33, 67 y 100% de defoliación) y de 2 niveles destinos (0 y 40% de desvainado), no aplicándose el tratamiento de desvainado en el nivel de 100% de defoliación.

2.2.1 Tratamientos de defoliación

Los diferentes niveles de defoliación se realizaron cortando en forma manual los folíolos con la utilización de tijeras convencionales. El número de folíolos removidos fue de cero (0), uno (1), dos (2) y tres (3) para lograr los tratamientos de 0 (Testigo), 33, 67 y 100% de defoliación, respectivamente. Se defolió manualmente por ser el método de defoliación mecánica más comúnmente utilizado (Hutchins *et al.*, 1988) y porque se ha demostrado que es un adecuado estimador del efecto de las orugas defoliadoras sobre el rendimiento del cultivo (Thomas, 1984). Estudios entomológicos previos determinaron que las respuestas del rendimiento a la defoliación manual o por insectos son similares si son aplicadas durante el mismo estado de desarrollo y si la tasa de extracción de hojas son similares (Turnispseed y Kogan, 1987). Board *et al.* (2010) destacaron que en diversos estudios de defoliaciones en donde se utilizaron distintas técnicas de defoliación (insectos en Ingram *et al.*, 1981; defoliación manual aleatoria en Board *et al.*, 1997) y el utilizado por ellos mismos (defoliación desde la parte basal de la planta hacia la apical), se obtuvieron respuestas similares del rendimiento, dichos autores concluyen que no es la forma de la defoliación *per se* sino el momento y la intensidad de ésta, lo que define el efecto que la misma tiene sobre el crecimiento del cultivo.

Las alteraciones de fuente y destino en las campañas 2005/06 (experimento 1) y 2006/07 (experimento 2) fueron realizadas 15 días después de que el cultivo alcanzase el inicio de llenado de los granos (R5). En la campaña 2008/09 (experimento 3), las defoliaciones y el desvainado fueron realizados 20 días después de R5 y cercano al máximo tamaño de las mismas (R6). El momento de realización de los tratamientos de defoliación y remoción de vainas fue 15 días después de R5, considerando que el

período de establecimiento del número final de frutos se inicia en R1 y finaliza entre 10 y 12 días posteriores a R5 (Board *et al.*, 1995).

2.2.2 Tratamientos de desvainado

Para generar diferentes niveles de número de granos se redujo el número de vainas en un nivel no mayor al 40% respecto del tratamiento sin desvainar, para generar un número de semillas comúnmente alcanzado en condiciones de secano. Previo a la remoción, en el estado R5 se realizó un muestreo de 0,5 m² por repetición para obtener un perfil del número de vainas promedio en cada uno de los nudos de la planta. Se contabilizaron solamente aquellas vainas que al momento del muestreo poseían una longitud ≥ 15 mm, ya que existen evidencias de que las vainas que contienen semillas que han pasado la etapa de división celular tienen menores probabilidades de abortar (Westgate y Peterson, 1993). Con la información provista por el perfil de vainas se elaboró un procedimiento de remoción de éstas que abarcó el tercio medio y superior de la planta, dejando 1 ó 2 vainas por nudo según el mismo exhibiera una carga inicial de 2-3 ó 4-5 vainas, respectivamente.

2.2.3 Genotipos

En el experimento 1 se utilizaron dos genotipos de grupo de madurez (GM) IV, con alto Mireya 4.2 RR y bajo ACA 480 GR tamaño potencial de semilla. En el experimento 2 se utilizaron los cultivares DM 3700 RR (GM III) y A 4613 RG (GM IV), que poseen alto y mediano tamaño potencial de semilla, respectivamente. Finalmente, en el experimento 3 se utilizaron dos genotipos de GM IV, ACA 480 GR y A 4613 RG, que poseen bajo y mediano tamaño potencial de semilla, respectivamente.

Para la elección de los cultivares a utilizar en los experimentos se utilizaron los siguientes criterios: (i) que pertenecieran a un GM ampliamente utilizado en la región núcleo sojera Argentina y (ii) que exhibieran un rendimiento similar pero que se diferenciaban en el tamaño potencial de las semillas.

La información para aplicar estos criterios se obtuvo de la base de datos provenientes de ensayos en condiciones de secano realizados en la EEA INTA Oliveros durante 4 campañas (2001/02 a 2004/05) en 7 sitios. Para la primera campaña se seleccionaron los cultivares Mireya 4,2 RR y ACA 480 GR; Mireya 4,2 RR presentó un significativo ($p < 0,001$) menor número de semillas ($1649,8 \pm 284,3$ vs $2348,5 \pm 284,1$) y un significativo ($p < 0,001$) mayor peso de las mismas ($179,7 \pm 12$ mg vs $151,5 \pm 11,1$ mg) respecto al cultivar ACA 480 GR.

En el segundo año de experimentos no se pudo obtener semilla de buena calidad del cultivar Mireya 4,2 RR y por el vuelco presentado en el cultivar ACA 480 GR se decidió cambiar los cultivares. Además de volver a utilizarse los mismos criterios de selección usados durante el primer año se decidió incluir un cultivar de un grupo de madurez que presentase un menor ciclo de emergencia a madurez fisiológica. De la base de datos provenientes de ensayos en condiciones de secano realizados en la EEA INTA Oliveros se seleccionaron para la segunda campaña de experimentos los cultivares Don Mario 3700 RR perteneciente al GM III y A 4613 RG perteneciente al GM IV. DM 3700 RR presentó un número de granos de 1735 ± 335 , significativamente ($p < 0,001$) menor que el valor de 2368 ± 409 que tuvo A 4613 RG, y un peso de semilla de $179,8 \pm 12$ mg significativamente ($p < 0,001$) mayor que los $156 \pm 10,5$ mg que presentó A 4613 RG. Finalmente, para poder contar con una segunda campaña para cultivares de diferente peso de granos, se utilizaron los cultivares ACA 480 GR y A 4613 RG para realizar los experimentos de la tercer campaña.

3 Análisis estadístico de resultados

Los resultados se analizaron mediante análisis de varianza (Infostat versión 2.9p) particionando la varianza de acuerdo al diseño experimental utilizado en cada experimento y trabajando con un nivel de significancia del 5% ($P \leq 0,05$). Las relaciones entre variables se analizaron mediante análisis de regresión lineal y se ajustaron modelos bi-lineales con el programa Table Curve 2D 5.0 (AISN Software, 2000). Cuando se efectuaron comparaciones de las pendientes de las relaciones entre rendimiento y número de semillas, se utilizó el test t y trabajando con un nivel de significancia del 5% ($P < 0.05$).

CAPÍTULO 3

CUANTIFICACIÓN DEL EFECTO DE DEFOLIACIONES TARDÍAS SOBRE EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES

3.1 INTRODUCCIÓN

Para un amplio rango de condiciones ambientales, el rendimiento del cultivo de soja está mucho más correlacionado con el número de semillas por unidad de superficie que con el peso de las semillas (Shibles *et al.*, 1975; Egli, 1998). Egli (2010) propuso que la fotosíntesis del canopeo y la disponibilidad de asimilados vinculan el potencial reproductivo de la planta a las condiciones del medio ambiente. Este vínculo se forja durante la floración y la fijación de vainas, el cual en soja se extiende desde floración inicial (R1) hasta algún momento después del inicio del estado de R5.

En aquellas áreas de cultivo en donde el llenado de las semillas ocurre en un ambiente donde la radiación y temperatura se reducen rápidamente, el peso de las semillas puede ser una limitante importante del rendimiento (*e.g.* Calviño *et al.*, 2003). Existen, frecuentemente, relaciones negativas y compensaciones parciales entre ambos componentes numéricos. Los mecanismos que definen estas relaciones entre ambos componentes numéricos no están claros pero, aparentemente, están relacionados con que, en soja, el peso de los granos está más limitado por fuente que por destino (Egli y Crafts-Brandner, 1996; Munier-Jolain *et al.*, 1998a; Egli, 1999) y por la pérdida de capacidad fotosintética una vez que el número de vainas m^{-2} quedó fijado frecuentemente reduce el peso medio de las semillas. Un análisis de varios estudios que evaluaron el efecto de aumentos y reducciones de disponibilidad de fuente sobre el peso seco de la semilla mostró que la magnitud de los cambios relativos de la relación

fuente/destino es altamente variable. Estimándose, bajo condiciones de saturación de asimilados, un incremento medio en el peso del grano de 46%, con valores extremos de 12 y 112%, mientras que la reducción del 100% de la fuente disminuía un 37% el peso medio del mismo, con valores mínimos de 22% y máximos de 59% (Borrás *et al.*, 2004). Schonbeck *et al.* (1986) encontraron aumentos de un 46,4 y 42,5% en el peso de las semillas ante reducciones del 40% de los vainas aplicado desde floración y a inicios del llenado de granos respectivamente

En el cultivo de soja, con relativa frecuencia se presentan adversidades que reducen el área foliar. Algunas de estas adversidades, como la sequía, la escasez de nitrógeno o algunas enfermedades o plagas como arañuelas y trips producen alteraciones en la funcionalidad de las hojas (Gamundi *et al.*, 2005). Otras, como las orugas de lepidópteros y formas juveniles y adultas de coleópteros y ortópteros solamente reducen el área foliar (Perotti, E.R., 2010). Como el período crítico del cultivo de soja finaliza pocos días después del inicio del llenado de granos (Egli *et al.*, 1985; Board y Tan, 1995) las pérdidas de área foliar producidas por adversidades durante el período de llenado de granos tienden a ser consideradas de poca importancia. Así, por ejemplo, las recomendaciones para decidir el control de larvas de lepidópteros defoliadores proponen umbrales hasta el estado R6, generando en los productores la percepción de que la conservación del IAF durante el llenado no es importante. Si bien es cierto que las pérdidas en rendimiento debidas a defoliación se reducen a medida que avanza el ciclo (Board *et al.*, 2010) no existe una valoración cuantitativa de la importancia de conservar el IAF durante la fase de crecimiento de las semillas. Algunos estudios que incluyeron pérdidas de área foliar en R5.5 encontraron caídas del rendimiento entre 82 y 3278. kg ha⁻¹ para defoliaciones de 33 y 100%, respectivamente (Fehr *et al.*, 1981; Board *et al.*, 2010). Muchas pueden ser las causas de esta variabilidad

y, discriminarlas resulta relevante a la hora de efectuar recomendaciones prácticas de control, para contrastar el costo de aplicación de insecticidas con el incremento esperado del rendimiento al efectuar el control. Posiblemente, no sólo los momentos y niveles de defoliación pueden originar respuestas diferentes, sino también el área foliar remanente, que rara vez es mencionada en estudios de este tipo. Además, algunas características de las semillas pueden estar involucradas; por ejemplo, el tamaño potencial de los granos, que está relacionado con su demanda individual de asimilados (Egli, 1998) generando distinta sensibilidad de los genotipos a reducciones en el área foliar.

Como los cambios en el peso de los granos están relacionados con variaciones en las relaciones fuente/destino, en soja y otras especies (Borrás *et al.*, 2004) es probable que un nivel similar de defoliación impacte de manera diferente según el nivel de granos previamente fijados. Asimismo, desde un punto de vista funcional, un mismo nivel de defoliación (expresado como porcentaje de área foliar dañada) tendrá un efecto diferente sobre la tasa de crecimiento del cultivo, dependiendo de cuál sea el nivel de IAF sobre el cual se estima la defoliación. Sin embargo, estimar el IAF a campo no es sencillo, resultando mucho más simple estimar la eficiencia de intercepción de radiación que es, en definitiva, la variable *a priori* involucrada en el crecimiento del cultivo.

En este capítulo se analizaron las respuestas del rendimiento, número de semillas por unidad de superficie y en el peso promedio de los semillas frente a alteraciones en la relación fuente/destino en estado reproductivo tardío en cultivares con rendimientos potenciales similares y con diferentes tamaños potenciales de semillas. Se evaluó si la disminución en el peso de las semillas, como consecuencia de defoliaciones producidas durante el llenado de semillas, está cuantitativamente relacionada con el nivel de fuente (F) remanente y el número de semillas (destinos, D) previamente fijadas. Además, como

en los genotipos de soja con hábito de crecimiento indeterminado existe un desfase en el momento en que ocurre el crecimiento de las semillas en diferentes posiciones de la planta (Munier-Jolain *et al.*, 1998a), estas relaciones se investigaron no sólo a nivel de planta entera sino también en diferentes posiciones del tallo principal.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Número y Peso de semillas

En los tres experimentos descritos en el capítulo 2, luego de madurez de cosecha se tomaron muestras de 1 m² y se determinó el rendimiento, y el peso promedio de semillas, estimando, a partir de estos valores, el número de granos por unidad de superficie. Sobre una sub-muestra de 10 plantas se determinó la distribución del rendimiento y sus componentes en la planta. Para ello se contaron y pesaron las semillas de cada uno de los nudos del tallo principal y en el total de las ramificaciones de manera separada. Para evaluar el efecto de la alteración F/D en el peso de la semilla según su ubicación en el tallo principal, se dividió éste en tres sectores: basal (nudos 1 a 7, medio (nudos 8 a 14) y apical (nudos 15 a 21). Los datos se analizaron para cada campaña mediante un análisis de varianza utilizando el programa InfoStat versión 2009 y un nivel de significancia del 5% ($P \leq 0,05$). A partir de los datos de todos los experimentos, se analizó la variación en el peso de las semillas y el rendimiento mediante modelos lineales, bi-lineales y curvilíneos.

3.2.2 Estimación de la fuente remanente

La cantidad de fuente remanente luego de aplicados los tratamientos se estimó a partir de mediciones de IAF y del porcentaje de intercepción de radiación.

En el caso del IAF se tomó de las plantas provenientes de la muestra de 1 m², una sub-muestra constituida por las láminas foliares de 10 plantas. El área foliar se midió con un equipo LI-3000^a Portable Area Meter (Li-cor, inc., Lincoln Nebraska, USA)

Posteriormente a la aplicación de los tratamientos de defoliación y remoción de vainas se realizaron dos mediciones de interceptación de radiación, la primera entre 1-3 días después de la aplicación de los mismos y la segunda *ca.* en el estado fenológico de R7. Las mismas se realizaron entre las 12 y las 13 hs en condiciones de plena luminosidad. Para su realización se utilizó un sensor de barra de 1 metro de largo modelo Line Quantum LI – 189, (Li-cor Inc., Lincoln Nebraska, USA), colocando la barra por encima del canopeo (RFA_{tope}) y posteriormente en tres oportunidades a ras de suelo (RFA_{suelo}), en forma diagonal entre los surcos centrales de la parcela, asegurando que ambos extremos de la misma toquen la base de las plantas. La interceptación de radiación fotosintéticamente activa (RFA) se calculó a partir de la RFA por encima del canopeo (tope) y al nivel del suelo (suelo) según la siguiente fórmula:

$$RFA_{int} = (1 - RFA_{suelo} / RFA_{tope}) \times 100 \quad (\text{Ecuación 1})$$

3.2.3 Estimación de la relación Fuente/Destino

Con el objetivo de determinar cuantitativamente la respuesta del peso seco de la semilla a las alteraciones fuente/destino se utilizó, con algunas modificaciones, el método detallado por Slafer y Savin (1994) para trigo. El peso promedio final de las semillas, y los estimadores del tamaño de la fuente (área foliar e interceptación de radiación) y del nivel de destinos (número de semillas a cosecha) fueron relativizados

con relación a los testigos para permitir la comparación de todos los datos de los experimentos y con experimentos externos, de acuerdo a las siguientes relaciones.

$$\text{IAF relat.} = \frac{[\text{IAF rte. (33,67,100\%)} * 100]}{(\text{IAF rte. Testigo})} \quad (\text{Ecuación 2})$$

$$\% \text{RFAi relat.} = \frac{[\% \text{RFAi (33,67,100\%)} * 100]}{(\% \text{RFAi Testigo})} \quad (\text{Ecuación 3})$$

$$\text{NSRel} = \frac{[\text{N}^\circ \text{ sem (33,67,100\%)}] * 100}{[\text{N}^\circ \text{ sem. (Testigo)}]} \quad (\text{Ecuación 4})$$

La estimación de la relación F/D se determinó según dos formulas, cada una basada en el estimador de fuente utilizado:

$$\% \text{ F/D c/IAF} = \frac{[\text{IAF relativo} * 100]}{\text{NSRel}} - 100 \quad (\text{Ecuación 5})$$

$$\% \text{ F/D c/\%RFAi} = \frac{[\% \text{RFAi relativo} * 100]}{\text{NSRel}} - 100 \quad (\text{Ecuación 6})$$

Para ajustar la disponibilidad de asimilados al momento en que se ejerció la manipulación de la fuente se asumió que la disponibilidad de asimilados post-aplicación del tratamiento de defoliación era directamente proporcional a la fracción del período del llenado de semillas afectada. Para estimar la duración efectiva de la manipulación dentro del período de llenado de las semillas se estimó un factor de ajuste que representa la proporción del llenado afectado por los tratamientos. Para ello, en cada variedad en forma individual se registraron los momentos de inicio del llenado de semillas (R5) y madurez fisiológica (R7) en las parcelas testigo sin defoliar, para obtener la duración total del llenado de las semillas como la diferencia entre ambas

fechas (Salado Navarro *et al.*,1985; Spaeth y Sinclair, 1984), estimando el factor de ajuste como:

$$\text{Factor de ajuste: } \frac{[\text{Fecha de R7} - \text{Fecha media de aplicación de tratamiento}]}{[\text{Fecha de R7} - \text{Fecha de R5}]} * 100$$

Las fechas de R5 y R7 fueron determinadas en los tratamientos testigo sin desvainar para cada uno de los cultivares. Por lo tanto, el factor de ajuste obtenido para cada cultivar se aplicó a todos los tratamientos sin tener en cuenta si alguno de estos hubiera afectado el período del llenado de los semillas (ver sección 4.3.2 en capítulo 4).

De esta manera, se obtuvo la relación % F/D ajustada según la siguiente fórmula:

$$\% \text{ F/D ajustada} = \% \text{ F/D} * \text{Factor de ajuste}$$

3.2.4 Cuantificación de las respuestas

Para cada genotipo se analizaron las relaciones entre el peso de las semillas y el rendimiento con relación a (i) la cantidad de fuente remanente, estimada como IAF, (ii) la cantidad de fuente remanente, estimada como %RFAi, (iii) la relación fuente / destino establecida en el estado R6, estimada a partir de la relación entre el IAF y el número de semillas y (iv) de la relación fuente/destino establecida en el estado R6, estimada a partir de la relación entre el %RFAi y el número de semillas a cosecha.

Para cada una de las variables se ajustaron modelos lineales o bi-lineales. En este último caso, se utilizaron modelos del tipo lineal-plateau utilizando el modelo Table Curve 2D 5.0 (AISN Software, 2000). Estos modelos permiten la estimación de la tasa de reducción de la variable dependiente estudiada a medida que se reducen los niveles de la variable utilizada para estimar la fuente o de la relación F/D, logrando

determinar un valor umbral en el que se maximiza la respuesta. Se estimaron los residuales del ajuste de las funciones obtenidas, analizando su distribución.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Duración de los tratamientos

El período efectivo de llenado duró, según la campaña y el cultivar, entre 35 y 45 días (Tabla 3.1). En base a los momentos en los que se aplicaron los tratamientos, la fecha de siembra y la fenología de los cultivares en cada año, la proporción del período de llenado de granos afectado por las manipulaciones de la fuente o de los destinos fue menor en el experimento 3 con relación a los experimentos 1 y 2 (Tabla 3.1)

Tabla 3.1 - Momentos de aplicación de los tratamientos de defoliación y/o desvainado para los tres experimentos

Experimento	Cultivar	aplicación tratamientos⁽¹⁾	Días desde R5	duración del llenado⁽²⁾	% del llenado afectado⁽³⁾
1	Mireya 4,2	21/02/2006	13	36	64
1	ACA 480	2/03/2006	15	35	57
2	DM 3700	8/02/2007	13	44	71
2	A 4613	15/02/2007	15	45	67
3	ACA 480	10/03/2009	22	39	44
3	A 4613	10/03/2009	24	44	45

(1) Fecha promedio de aplicación de los tratamientos de defoliación y desvainado

(2) Duración del llenado de la semilla calculada como la diferencia entre las fechas medias de ocurrencia de R5 y R7

(3) Estimado como: $(FR7 - Fat) * 100 / (FR7 - FR5)$, donde FR5 es la fecha de R5, FR7 es la fecha de R7 y Fat es la fecha de aplicación de tratamientos

3.3.2 Influencia de la defoliación sobre el número de semillas

A pesar de lo tardío de los tratamientos la defoliación redujo significativamente ($p < 0,001$) el número de semillas establecidas en 8 de 16 casos en el mayor nivel de destinos y en 4 de 12 tratamientos en el menor nivel de destinos (Tablas 3.2, 3.3 y 3.4). En el experimento 1, cuando no se realizó desvainado, una defoliación del 33% sólo ocasionó una significativa reducción ($p < 0,001$) en el número de semillas del 8,5%, en Mireya 4,2 RR (Tabla 3.2, 3.3, 3.4). El tratamiento con 67% de defoliación produjo reducciones significativas ($p < 0,001$) promedio de ambos cultivares de 14,3% en el experimento 1 y de 9,6% en el experimento 2. Independientemente del tratamiento de desvainado, un 100% de defoliación generó las mayores y significativas ($p < 0,001$) disminuciones en el número de semillas por unidad de superficie. En el experimento 1, se midieron reducciones de 43,2 y 13,3% en Mireya 4.2 RR y ACA 480 GR, respectivamente (Tabla 3.2), en el experimento 3 las mismas fueron de *ca.* 10 y 25% para ACA 480 GR y A 4613 RG, respectivamente (Tabla 3.4). Cuando se realizó desvainado en conjunto con defoliaciones parciales (33 y 67%), el número final de semillas establecidos no difirió con relación al tratamiento con desvainado y sin defoliación excepto en dos oportunidades: ACA 480 GR redujo un 10,5% bajo un 67% de defoliación en el experimento 1 (Tabla 3.2) y A 4613 RG disminuyó un 13,2% con un 33% de defoliación en el experimento 3 (Tabla 3.4).

No existieron efectos significativos de los tratamientos de defoliación y desvainado sobre el número de semillas por vaina (datos no presentados), por lo que las modificaciones en el número de semillas estuvieron asociadas a pérdidas en el número de vainas. Estas pérdidas se visualizaron en el campo como vainas secas, abortadas pero unidas al tallo y otras que amarillearon precozmente y cayeron al suelo. Además, a pesar de que se estimó realizar un desvainado manual del 40% de las vainas presentes al

momento de la aplicación de los tratamientos (ver sección 2.2.2 en capítulo 2), la disminución porcentual del número de semillas tendió a ser menor. Con relación al testigo sin defoliar y sin desvainar, la reducción del número de semillas fue de $31,4 \pm 0,9\%$ cuando el desvainado se efectuó sin defoliación o con defoliaciones parciales. En el experimento 1, cuando el desvainado se combinó con una defoliación del 100%, la disminución producida en el número de semillas fue de $50,1 \pm 4,7\%$ con relación al testigo no defoliado ni desvainado.

Tabla 3.2: Rendimiento, número de semillas m^{-2} y peso de las semillas ante alteraciones de la relación fuente/destino por aplicación de diferentes niveles de defoliación y de desvainado en el número de vainas, experimento 1.

Cultivar	Tratamiento		Rendimiento ($g m^{-2}$)	N° de semillas (semilla m^{-2})	Peso de semilla ($mg semilla^{-1}$)		
	% defoliación	% desvainado			Planta Entera	TP	Rmf
Mireya 4,2 RR	0	0	426,5 a	2511 a	170 b	166,5 A	152,8 B
	33	0	364,5 b	2297 b	159 c	161,8 A	154,5 A
	67	0	309,0 c	2086 c	148 d	152,5 A	142,8 B
	100	0	146,0 e	1427 e	102 e	102,0 A	87,8 B
	0	40	315,8 c	1734 d	182 a	190,5 A	179,0 B
	67	40	257,3 d	1659 d	155 c	161,8 A	153,8 B
	100	40	114,8 f	1169 f	98 e	98,3 A	85,3 B
	LSD (0,05)			29,9	196	4,0	6,5
Tratamiento (valor-p)			<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
ACA 480 GR	0	0	354,8 a	2675 a	133 a	135,8 A	122,9 B
	33	0	336,8 a	2531 a	133 a	137,5 A	122,2 B
	67	0	277,5 b	2361 b	118 c	112,8 A	95,0 B
	100	0	187,8 d	2319 b	81 e	81,0 A	69,3 B
	0	40	271,8 b	1815 c	150 a	153,9 A	146,8 A
	67	40	215,0 c	1624 d	133 b	128,5 A	120,0 A
	100	40	129,2 e	1502 d	86 d	86,0 A	74,5 B
	LSD (0,05)			20,8	165	4,7	3,9
Cultivar			0,014	0,002	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Tratamiento (valor-p)			<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Cultivar* Tratamiento (valor-p)			<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001

- LSD: diferencia mínima significativa; TP: tallo principal; Rmf: ramificaciones
- Para cada cultivar y tratamiento las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tallo principal y ramificaciones
- Para cada cultivar y tratamiento las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tallo principal y ramificaciones

Tabla 3.3: Rendimiento, número de semillas m⁻² y peso de las semillas ante alteraciones de la relación fuente/destino por aplicación de diferentes niveles de defoliación y de desvainado en el número de vainas, experimento 2.

Cultivar	Tratamiento		Rendimiento (g m ⁻²)	Nº de semillas (semilla m ⁻²)	Peso de semilla (mg semilla ⁻¹)		
	% defoliación	% desvainado			Planta Entera	TP	Rmf
DM 3700 RR	0	0	468,0 a	2812 a	166,5 c	170,3 A	166,5 B
	33	0	411,3 b	2746 a	150,0 d	143,5 A	128,8 B
	67	0	361,0 c	2554 b	140,0 e	143,7 A	127,0 B
	0	40	356,5 c	1882 c	189,8 a	199,8 A	179,8 B
	33	40	340,8 c	1876 c	181,5 b	182,5 A	159,3 B
	67	40	282,0 d	1886 c	149,5 d	146,8 A	123,8 B
LSD (0,05)			-	-	5,2	9,6	5,9
A 4613 RG	0	0	483,5 a	2881 a	174,7 b	171,3 A	145,3 B
	33	0	426,5 b	2602 ab	164,0 c	162,5 A	144,0 B
	67	0	394,5 c	2491 b	158,4 c	156,0 A	132,8 B
	0	40	361,8 d	1967 c	186,5 a	190,8 A	170,8 B
	33	40	353,8 d	1956 c	181,2 ab	186,8 A	165,5 B
	67	40	317,0 e	1937 c	161,1 c	165,3 A	143,8 B
LSD (0,05)			-	-	4,5	8,4	9,9
LSD (0,05) Tratamiento			19	117	-	-	-
LSD (5%) DM 3700 RR			370	2293	-	-	-
LSD (5%) A 4613 RG			390	2287	-	-	-
Cultivar			0,131	0,938	-	-	-
Tratamiento			<0,0001	<0,0001	-	-	-
Cultivar * Tratamiento			0,565	0,299	0,0001	0,0001	0,0001

- LSD: diferencia mínima significativa; TP: tallo principal; Rmf: ramificaciones
- Para cada cultivar y tratamiento las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas (p≤ 0,05) entre tallo principal y ramificaciones
- Para cada cultivar las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas (p≤ 0,05) entre tallo principal y ramificaciones

Tabla 3.4: Rendimiento, número de semillas m^{-2} y peso de las semillas ante alteraciones de la relación fuente/destino por aplicación de diferentes niveles de defoliación y de desvainado en el número de vainas, experimento 3

Cultivar	Tratamiento		Rendimiento ($g\ m^{-2}$)	N° de semillas (semilla m^{-2})	Peso de semilla ($mg\ semilla^{-1}$)		
	% defoliación	% desvainado			Planta Entera	TP	Rmf
ACA 480 GR	0	0	392,3 a	2683 a	146,0 c	148,5 A	146,3 A
	33	0	378,5 a	2733 ab	138,6 d	139,5 A	129,4 B
	67	0	315,8 b	2536 ab	124,5 e	125,0 A	117,5 B
	100	0	283,0 bc	2411 b	117,5 f	119,8 A	110,8 B
	0	40	312,0 b	1914 c	165,3 a	165,5 A	158,1 B
	33	40	285,5 bc	1810 c	157,5 b	153,5 A	145,5 A
	67	40	262,5 c	1863 c	140,8 cd	141,3 A	132,5 A
LSD (0,05)			46	294	5,9	10,1	10,1
A 4613 RG	0	0	480,3 a	3109 a	155,0 b	151,8 A	148,8 A
	33	0	447,0 ab	3049 a	145,8 c	147,0 A	141,8 A
	67	0	407,3 bc	2955 a	138,0 e	138,0 A	135,0 A
	100	0	274,0 e	2341 b	117,0 f	115,0 A	105,8 B
	0	40	389,5 c	2370 b	164,5 a	166,0 A	159,0 A
	33	40	331,3 d	2058 c	161,3 ab	166,5 A	146,5 B
	67	40	317,5 de	2183 bc	145,5 d	146,8 A	141,0 A
LSD (0,05)			46	321	6,5	10,8	10,7
LSD (0,05) Tratamiento			-	195	-	6,8	-
LSD (5%) ACA 480 GR			-	2279	-	147	-
LSD (5%) A 4613 RG			-	2581	-	142	-
Cultivar			0,005	0,027	0,119	0,191	0,283
Tratamiento			<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
Cultivar * Tratamiento			0,042	0,136	0,014	0,113	0,044

- LSD: diferencia mínima significativa; TP: tallo principal; Rmf: ramificaciones
- Para cada cultivar y tratamiento las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tallo principal y ramificaciones
- Para cada cultivar las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tallo principal y ramificaciones

Considerando todos los experimentos y tratamientos, se ajustó un modelo lineal único para explicar la relación entre la variación porcentual del número de semillas m^{-2} y el nivel de defoliación aplicado ($y = -0,266x + 7,0649$; $R^2 = 0,4313$; $p < 0,00015$). Sin embargo, algunas diferencias entre experimentos fueron evidentes. En general, las caídas porcentuales del número de semillas m^{-2} , fueron mayores en Mireya 4.2 RR (experimento 1) que en el resto de los cultivares. En los cultivares que fueron evaluados

durante dos campañas (ACA 480 GR y A 4613 RG), las pérdidas en el número de granos fueron menores en el experimento 3, cuando no se efectuó desvainado (Ver tablas 3.1, 3.2 y 3.3). Esto podría estar asociado con la aplicación más tardía de los tratamientos respecto a los experimentos 1 y 2 (Tabla 3.1). En efecto, en el tratamiento de 67% de defoliación, considerando las seis combinaciones cultivar x experimento, se encontró una relación significativa entre el porcentaje de reducción del número de semillas y el momento de aplicación de los tratamientos, expresado como días desde R5 ($y = 0,752x - 22,48$; $R^2 = 0,6636$; $p = 0,048$). En los tratamientos con desvainado las relaciones entre el momento de defoliación y la reducción del número de semillas no fueron consistentes ($y = 1,146 - 0,30x$; $R^2 = 0,09$; $p = 0,54$).

Al analizar la distribución del número de semillas en la planta, se encontró que todos los cultivares presentaron una mayor proporción de semillas ubicadas en el tallo principal respecto de las ubicadas en las ramificaciones. Sin embargo, en los experimentos 1 y 3 se detectaron diferencias entre cultivares. En el experimento 1, el cultivar ACA 480 GR tuvo una mayor proporción de semillas en el tallo principal que el cultivar Mireya 4,2 RR (82% vs 68%, $p < 0,001$) y esta proporción no se modificó por efecto de los tratamientos. En el cultivar Mireya 4,2 RR, los tratamientos con 67 y 100% de defoliación produjeron una alteración significativa ($p = 0,031$) en la proporción de semillas ubicadas en el tallo principal y en las ramificaciones de la planta. Estos altos niveles de reducción de la fuente redujeron el % aportado por el tallo principal de un 68% en los tratamientos testigo y con 33% de defoliación a un 63,2%. Como consecuencia de esto aumentó la proporción ubicada en ramificaciones del 32% al 36,8%. En el experimento 2 no se encontraron diferencias entre cultivares ni entre tratamientos, siendo la proporción del número de semillas que se alojaban entre el tallo principal de un 76,7%, ubicándose el restante 23,3% en las ramificaciones. En el

experimento 3 ACA 480 GR tuvo una mayor proporción del número de semillas en el tallo principal que A 4613 RG (75% vs 65%, $p = 0,013$). En los cultivares que fueron evaluados durante dos campañas, se determinó una menor densidad de plantas para ambos cultivares en el experimento 3, y ésta estuvo asociada significativamente ($p=0,014$) con el incremento del número de semillas sobre las ramificaciones sólo en A 4613 RG.

Las principales variaciones en número de semillas, tanto como producto del desvainado como por respuesta a la defoliación, se localizaron en el tercio medio del tallo (Figura 3.1).

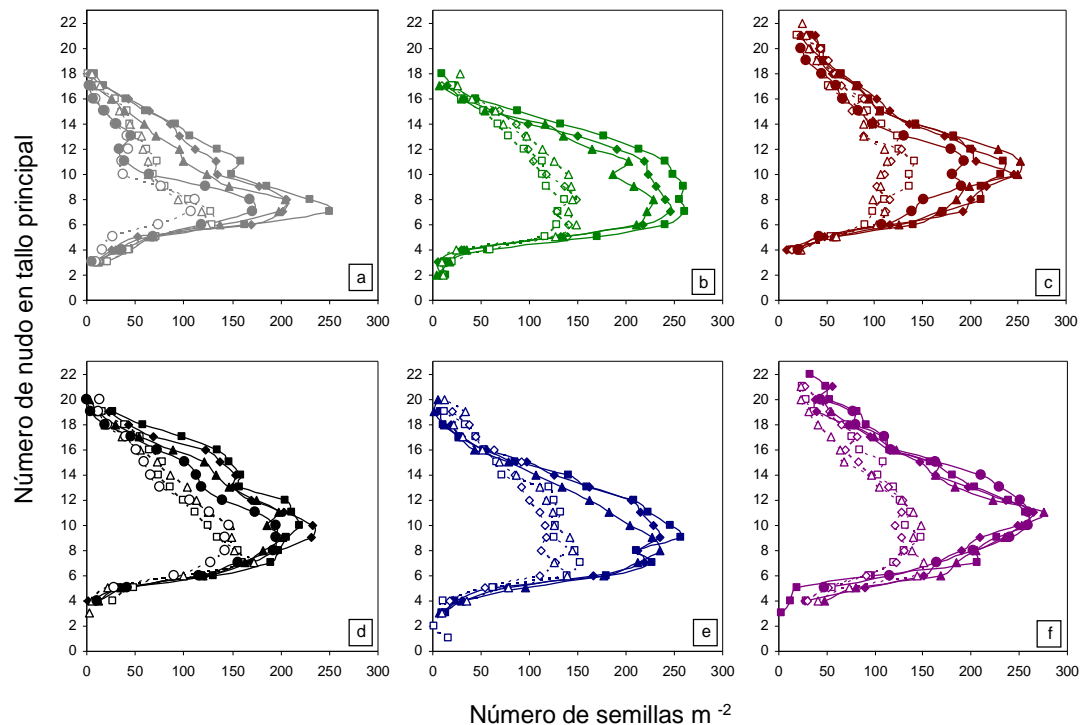


Figura 3.1 - Perfiles de distribución a lo largo del tallo principal del número de semillas con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainar (símbolos llenos) en el Exp. 1: Mireya 4,2 RR (a) y ACA 480 GR (d); Exp. 2: DM 3700 RR (b) y A 4613 RG (e) y Exp. 3: A 4613 RG (c) y ACA 480 GR (f). Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% de defoliación (rombos), 67% de defoliación (triángulos), 100 % de defoliación (círculos).

3.3.3 Efectos de las defoliaciones sobre el peso promedio de las semillas

Los tratamientos de defoliación redujeron el peso promedio de las semillas en la mayor parte de las situaciones; sólo excepcionalmente en tres ocasiones defoliaciones del 33% no redujeron el peso de las semillas con respecto al correspondiente testigo sin defoliar: (i) ACA 480 GR sin desvainado en el experimento 1 (Tabla 3.2) y (ii) A 4613 RG con desvainado en los experimentos 2 y 3 (Tablas 3.3 y 3.4).

En cada experimento, el porcentaje de reducción del peso de las semillas fue mayor a medida que se incrementó el nivel de defoliación (Figura 3.2 a-c). En promedio para todos los experimentos, cuando no se aplicó desvainado, las defoliaciones de 33% redujeron el peso de las semillas en $5,6 \pm 1,3\%$; el 67% de defoliación redujo significativamente el peso de la semilla en todas las variedades evaluadas en los tres experimentos, a razón de un $12,5 \pm 1\%$. Para las situaciones con desvainado, el peso se redujo en $3,5 \pm 0,7\%$ y $14,6 \pm 2,2\%$ para los niveles de 33 y 67% de defoliación, respectivamente. Sólo se encontraron diferencias entre cultivares en dos situaciones: (i) en el tratamiento de 33% de defoliación en el experimento 1, en el cual ACA 480 GR no presentó reducción del peso (Figura 3.2 a) y (ii) en el experimento 2, donde un 33% de defoliación + desvainado generó una significativa ($p < 0,0017$) mayor reducción del peso de las semillas en el cultivar DM 3700 RR que A 4613 RG (4,4% vs 2,8%, respectivamente; Figura 3.2 b). Al incrementarse el nivel de defoliación al 67%, las reducciones en el peso de las semillas se intensificaron y también se ampliaron las diferencias entre cultivares, encontrándose significativas ($p = 0,0249$) mayores reducciones en DM 3700 RR (15,9%) respecto al cultivar A 4613 RG (9,3%). Incluso ante el agregado del desvainado se encontraron diferencias significativas ($p < 0,001$) en las reducciones del peso de las semillas entre cultivares presentando un 21,2% DM 3700 RR y un 13,6% en A 4613 RG (Figura 3.2 b).

En cada experimento se evaluó la reducción relativa del peso de los granos para un mismo nivel de defoliación con diferentes niveles de destinos. En el experimento 2, una defoliación del 33% produjo en DM 3700 RR una reducción del $10 \pm 1,3\%$ y no se diferencio ($p=0,126$) del $6,1 \pm 1,7\%$ que presentó el cultivar A 4613 RG. En tanto que en los tratamientos desvainados se encontraron diferencias significativas ($p=0,0017$) entre ambos cultivares, donde DM 3700 RR redujo un $4,1 \pm 2,3\%$ el peso del grano, mientras que A 4613 RG lo hizo en $2,8 \pm 2,2$ (Figura 3.2 b). En el experimento 3, un 33% de defoliación generó reducciones relativas del peso del grano similares ($p=0,92$) en ACA 480 GR y en A 4613 RG en el máximo nivel de vainas ($5,1 \pm 2,2\%$ vs. $5,3 \pm 1,2\%$, respectivamente). Cuando se desvainó, tampoco se encontraron diferencias significativas ($p=0,412$) en la reducción del peso de los granos entre ambos cultivares, reduciéndose un $4,4 \pm 3,3\%$ y un $3,1 \pm 2,9\%$ en A 4613 RG y ACA 480 GR, respectivamente. Con la defoliación del 67%, el efecto del desvainado fue variable entre años y cultivares. En el experimento 1 no hubo respuesta (Figura 3.2 a) y la reducción del peso del grano fue similar ($p=0,51$) en ambos cultivares tanto en el tratamiento sólo con defoliación ($12,6 \pm 1\%$ vs. $11,3\% \pm 2,5\%$ en Mireya 4,2 RR y ACA 480 GR, respectivamente) como en el tratamiento con defoliación + desvainado ($p=0,07$) con $14,9 \pm 1,1\%$ y $11,5 \pm 1,2\%$ en Mireya 4,2RR y ACA 480 GR, respectivamente (Figura 3.2 a). En el experimento 3, ACA 480 GR presentó una disminución del $14,7 \pm 1,1\%$ en el peso de los granos que no fue diferente ($p=0,176$) del $11 \pm 2,4\%$ que presentó A 4613 RG. Al aplicar el desvainado tampoco existieron diferencias ($p=0,07$) entre cultivares en el % de reducción del peso de los granos ($14,6 \pm 2,3$ y $11,4 \pm 2,5\%$ en ACA 480 GR y A 4613 RG, respectivamente). En el experimento 2, DM 3700 RR presentó reducciones del peso del grano mayores ($p=0,001$) que A 4613 RG tanto en los tratamientos con desvainado ($15,7 \pm 1,2\%$ y $9,3 \pm 1,2\%$ en DM 3700 RR y A 4613 RG, respectivamente)

como en los tratamientos sin reducción del número de vainas ($p=0,008$). En éste último caso, las reducciones fueron de $21 \pm 1,9\%$ y $13,5 \pm 1\%$ en DM 3700 RR y A 4613 RG, respectivamente. Tanto en DM 3700 RR como en A 4613 RG se encontraron mayores ($p=0,0115$ y $p=0,003$, respectivamente) caídas del peso de los granos en los tratamientos con desvainado. Las defoliaciones totales produjeron en el experimento 1 una reducción del $39,4 \pm 0,6\%$ (sin desvainado) y del $44,4 \pm 2,5\%$ (con desvainado) en el peso promedio de la semilla, mientras que en el experimento 3 el efecto de la defoliación total fue menor ($22,0 \pm 3,5\%$).

Para el conjunto de experimentos y niveles de vainas, la relación entre la caída porcentual del peso de las semillas y el nivel de defoliación pudo ser explicada mediante un modelo curvilíneo: $y = -0,223 + 0,0037x^2$; $R^2 = 0,82$ y $p < 0,001$. Esta relación sugiere que a medida que se incrementa el nivel de defoliación mayor es la reducción en el peso de las semillas. La pendiente del modelo de regresión ($b=0,0037$) fue significativa ($p < 0,001$), mientras que la ordenada al origen ($a=0,223$) no lo fue ($p=0,89$).

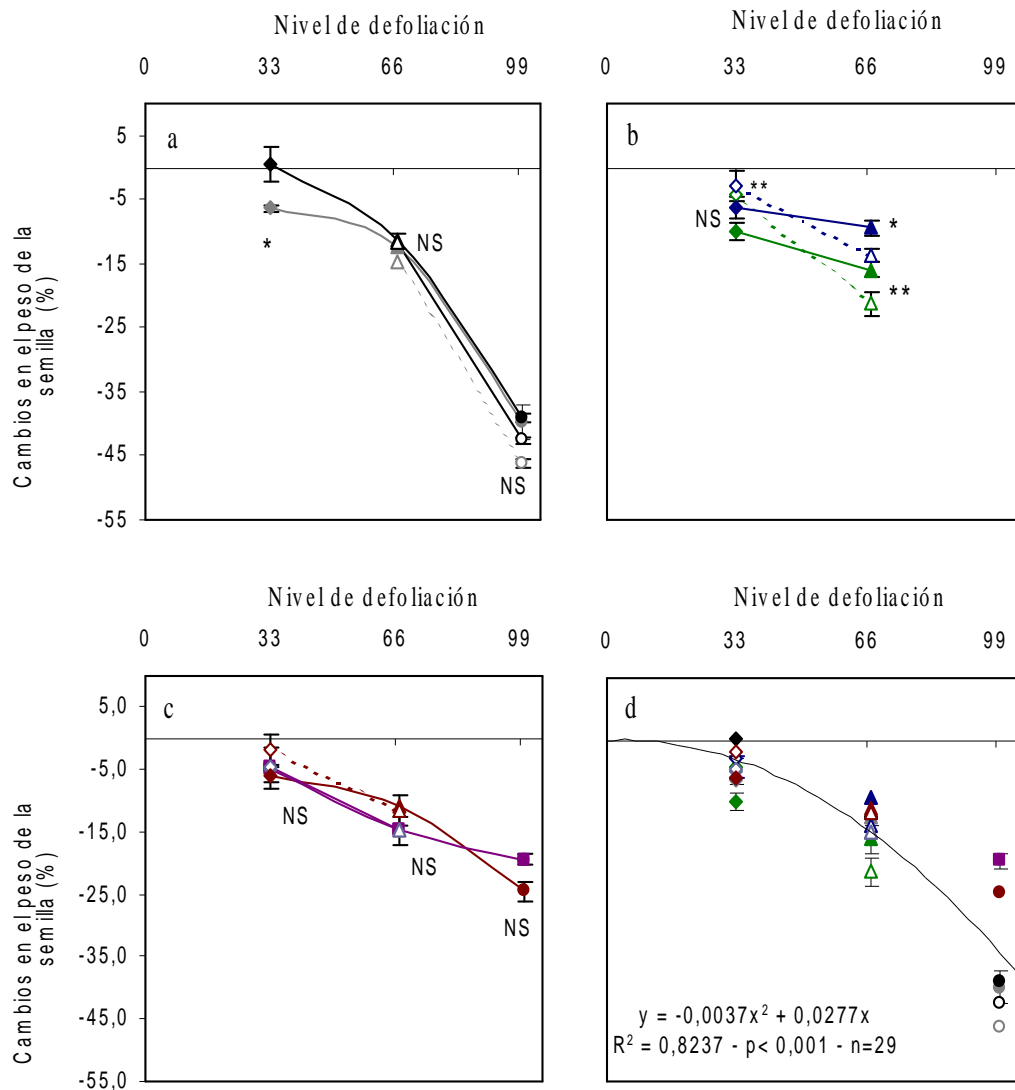


Figura 3.2 - Cambios en el peso de la semilla en planta entera en función del nivel de defoliación aplicado en tratamientos con (líneas punteadas) y sin desvainado (líneas llenas) en los experimento 1 (a), 2 (b) y 3 (c); relación para los datos promedio de cada experimento (d) En cada experimento y para cada nivel de vainas, los valores fueron calculados como el cambio porcentual con respecto al tratamiento testigo. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% de defoliación (rombos), 67% de defoliación (triángulos), 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR; negro y violeta: ACA 480 GR; verde: DM 3700 RR; azul y bordó: A 4613 RG. NS $p > 0,1$; * $p < 0,01$; ** $p < 0,001$.

3.3.4 Efectos del desvainado sobre el peso promedio de las semillas

Cuando se evaluó la respuesta del peso de la semilla para cada nivel de defoliación ante el aumento de fuente generado por desvainado hubo una respuesta diferencial según cultivar. En el experimento 1, bajo una defoliación total el cultivar Mireya 4,2 RR no incrementó el peso ante la remoción de vainas y en ausencia de defoliación o con defoliación del 67% presentó menores incrementos del peso de la semilla (*ca.* 6%) que ACA 480 GR (12%) que, incluso, tuvo incrementos bajo una defoliación total (*ca.*6%) (Figura 3.3 a). En el experimento 2, el cultivar DM 3700 RR presentó una mayor respuesta al desvainado (13%) que A 4613 RG (6%) en el tratamiento testigo (Figura 3.3 b). En concordancia con los experimentos anteriores, en el experimento 3 la respuesta en el incremento del peso frente al desvainado fue mayor en ACA 480 GR (13%) que en A 4613 RG (8%). No se encontró una relación sólida entre el incremento relativo del peso ante el desvainado y el nivel de defoliación.

Como, en cada experimento, los cultivares que presentaron mayor respuesta al desvainado fueron los de menor peso promedio de la semilla (ACA 480 GR, DM 3700 RR y ACA 480 GR en los experimentos 1, 2 y 3, respectivamente), se analizó la relación entre la respuesta al desvainado y el peso de las semillas en el tratamiento testigo sin defoliar. Esta relación no fue significativa ($p=0,306$).

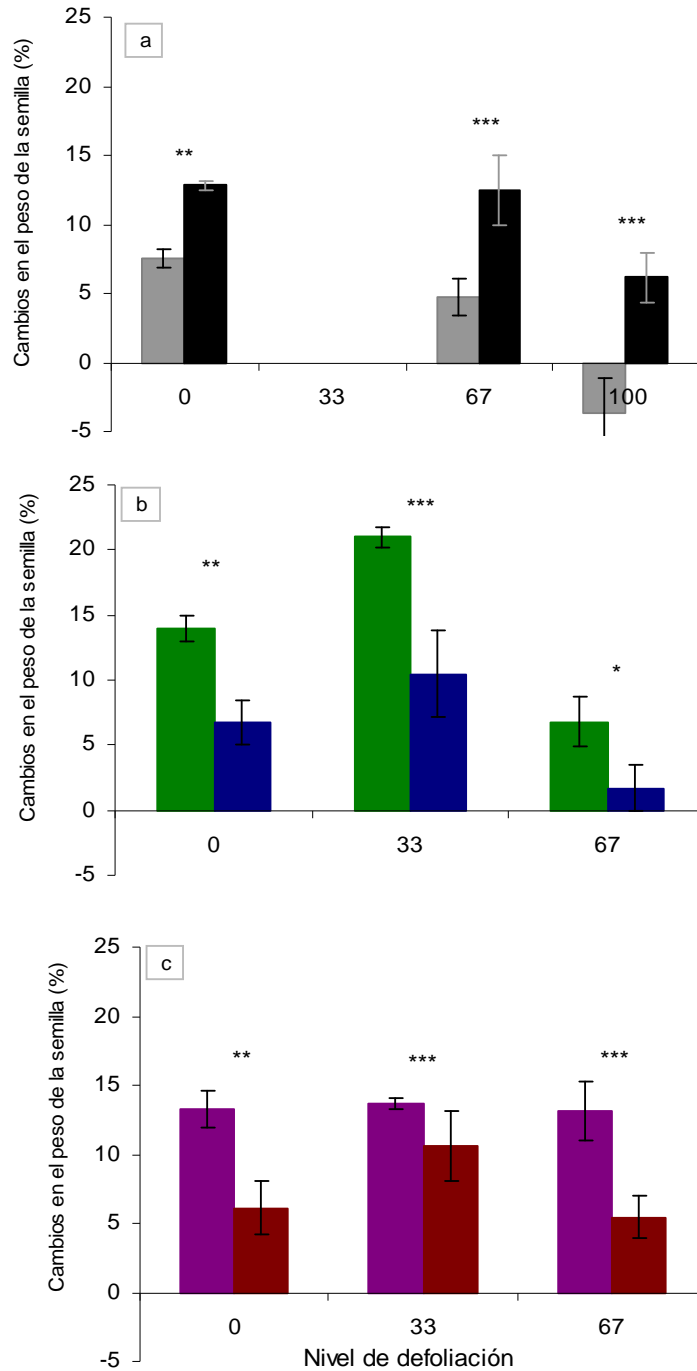


Figura 3.3 – Cambios en el peso de la semilla en respuesta al desvainado en cada nivel de defoliación en los experimentos (a) 1, (b) 2 y (c) 3. En cada caso, los valores fueron calculados como el cambio porcentual con respecto al tratamiento sin desvainado que se sometió al mismo tratamiento de defoliación. Colores: Gris: Mireya 4,2 RR; negro y violeta: ACA 480 GR; verde: DM 3700 RR; azul y bordó: A 4613 RG * $p < 0,10$; ** $p < 0,05$ y *** $p < 0,01$

3.3.5 Cambios en el peso de las semillas según su ubicación en la planta

El peso medio de las semillas fue menor en las ramificaciones que en el tallo principal en el experimento 2 en ambas variedades, mientras que en los experimentos 1 y 3 se determinaron valores superiores y/o similares en el tallo principal (Tablas 3.2, 3.3 y 3.4). La tendencia en la variación del peso de las semillas tanto en el tallo principal como en las ramificaciones frente a las defoliaciones fue similar a las que se midieron a nivel de planta entera. En general, las disminuciones relativas de peso de las semillas provocadas por defoliaciones parciales (33 y 67%) fueron de magnitud similar en tallo y ramificaciones, aunque existieron algunas excepciones en las cuales las reducciones fueron mayores en las ramificaciones que en el tallo, o vice-versa, sin ningún patrón consistente (Figura 3.4 a y b). En el experimento 1 y 3, la defoliación más intensa produjo una reducción significativamente ($p=0,012$ y $p=0,018$, respectivamente) mayor del peso de las semillas ubicadas en las ramificaciones que en las alojadas en el tallo principal. No se presentaron diferencias ($p=0,92$) en exp. 1 entre cultivares, mientras que en el experimento 3 el cultivar A 4613 RG tuvo una reducción significativamente ($p=0,05$) mayor que ACA 480 GR (26,6% vs. 21,8%, respectivamente). En el experimento 1 la reducción fue de $44,3 \pm 1,8\%$ en ramificaciones y $37,5 \pm 1,5\%$ en el tallo principal, mientras que en el experimento 3 la disminución fue de $26,7 \pm 1,1\%$ en ramificaciones y de $21,7 \pm 1,8\%$ en las ubicadas en el tallo principal (Figura 3.4 c).

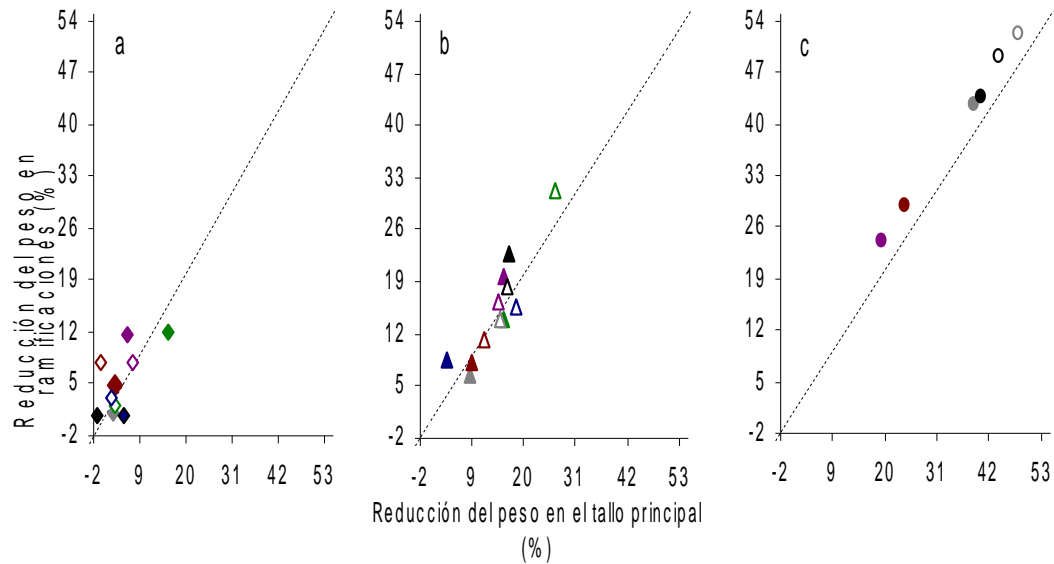


Figura 3.4 - Relación entre la reducción relativa del peso de la semilla en el tallo principal y en las ramificaciones para los tratamientos (a) 33%, (b) 67% y (c) 100% de defoliación para todos los cultivares en los tres años de experimentos. En cada experimento y para cada nivel de vainas, los valores fueron calculados como el cambio porcentual con respecto al tratamiento testigo. La línea punteada indica la relación 1:1. Símbolos llenos: sin desvainado y símbolos abiertos: con desvainado. Colores: Gris: Mireya 4,2 RR; negro y violeta: ACA 480 GR; verde: DM 3700 RR; azul y bordó: A 4613 RG

El aumento en el peso de la semilla (promedio de todos los cultivares) en el tratamiento testigo en respuesta al desvainado se evidenció tanto en el tallo principal como en las ramificaciones y fue, en promedio, similar en ambas posiciones (del $15,3\% \pm 2,9\%$ en las ramas y $12,9 \pm 1,2\%$ en el tallo principal). Si bien en algunos tratamientos y cultivares los aumentos difirieron según la ubicación de las semillas (Figura 3.5) no se detectó un patrón definido en cuanto a la ubicación de las semillas que tuvieron mayor incremento en el peso.

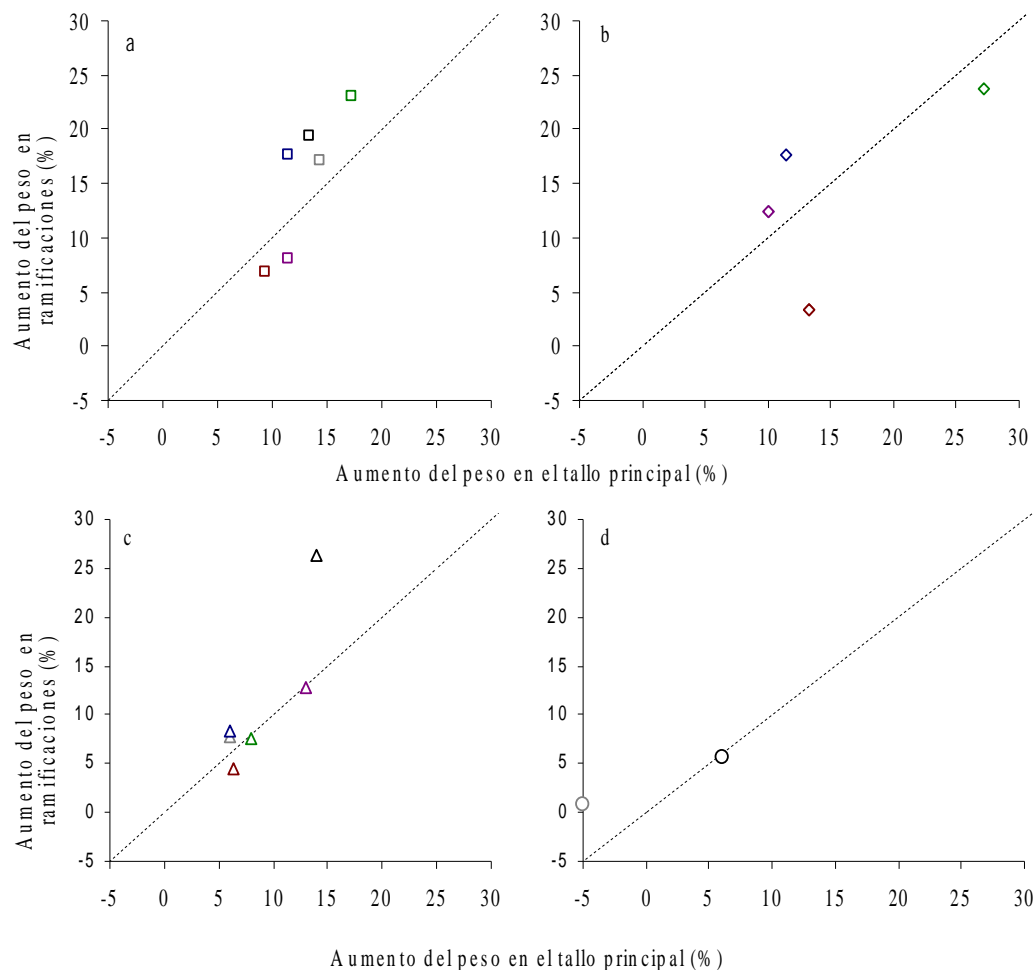


Figura 3.5 – Relación entre el incremento del peso de la semilla en el tallo principal y en las ramificaciones en respuesta al desvainado en (a) tratamiento testigo, (b) 33% de defoliación, (c) 67% de defoliación y (d) defoliación total, para todos los cultivares en tres años de experimentos. En cada experimento, los valores fueron calculados como el cambio porcentual con respecto al tratamiento sin desvainado que se sometió al mismo tratamiento de defoliación. Línea con punteado fino determina relación 1:1. Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

Como en los cultivares que se utilizaron en dos experimentos (ACA 480 GR y A 4613 RG) el incremento por desvainado en el peso de las semillas ubicadas en ramas fue, en promedio, inferior en el experimento 3 que en los experimentos previos, se

analizó la relación entre las respuestas encontradas y el momento de aplicación de los tratamientos. Incluyendo todos los cultivares y los tratamientos sin defoliación + desvainado o con defoliación del 33% + desvainado, se encontró que el incremento en el peso de las semillas de las ramas se redujo a medida que se retrasó la aplicación del tratamiento, expresada como días desde R5 ($y = -1,3348x + 38,125$; $R^2 = 0,8573$; $p < 0,01$). En el tallo principal, la tendencia fue menos evidente y los incrementos relativos del peso de la semilla se redujeron levemente cuando el desvainado se retrasó a etapas más avanzadas del llenado de las mismas ($y = -0,6597x + 25,879$; $R^2 = 0,37$; $p = 0,06$).

Tanto la reducción en el peso medio de las semillas ante la disminución de fuente provocada con los distintos tratamientos de defoliación tardíos, como el incremento del peso ante el aumento de asimilados a través del tratamiento de desvainado se evidenciaron en la mayoría de los nudos del tallo principal (Figura 3.6).

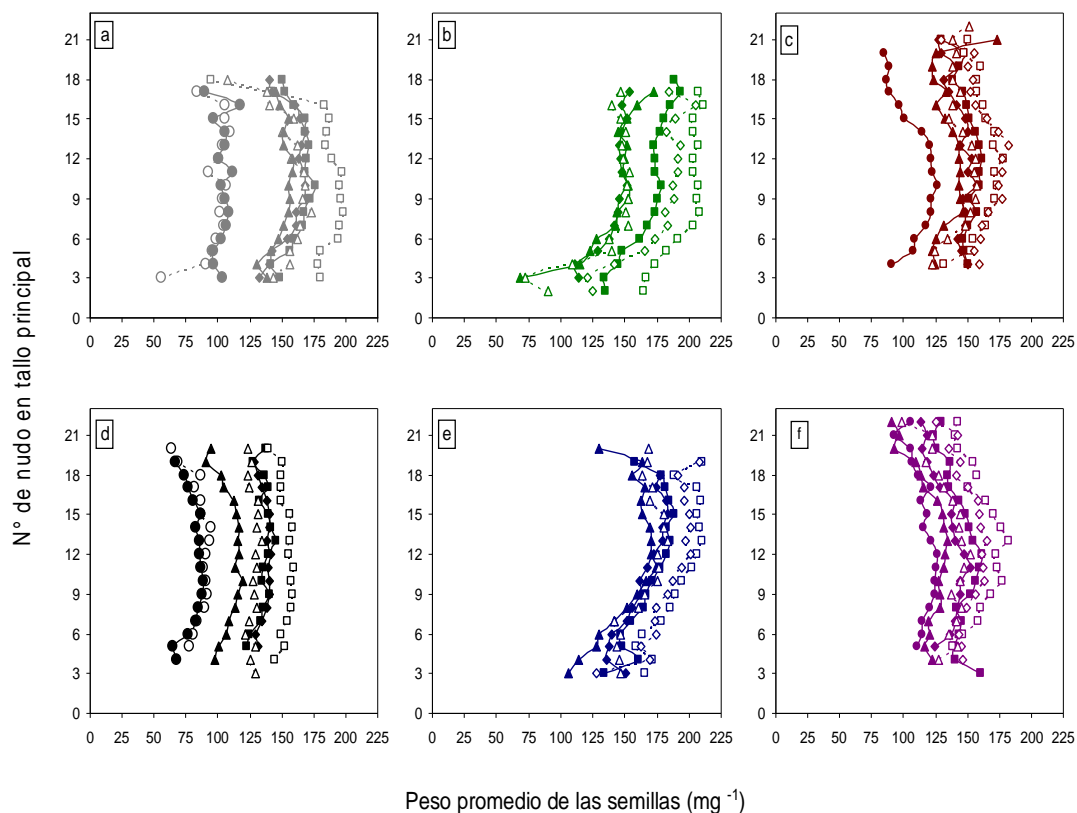


Figura 3.6 – Perfiles de distribución a lo largo del tallo principal del peso promedio de semillas en el Exp. 1: **(a)** Mireya 4,2 RR y **(d)** ACA 480 GR; Exp. 2: **(b)** DM 3700 RR y **(e)** A 4613 RG y Exp. 3: **(c)** A 4613 RG y **(f)** ACA 480 GR. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y, 100% de defoliación (círculos), en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos)

Cuando se dividió al tallo principal en tres sectores (basal, medio y apical), en el experimento 1 no se encontraron respuestas diferentes ($p=0,849$) en el peso relativo de la semilla según la posición ante los tratamientos de alteración de la relación F/D (Tabla 3.5), mientras que en el experimento 2 se halló una interacción altamente significativa entre tratamiento x posición x cultivar (Tabla 3.6). No obstante, en dicho experimento, los patrones de respuesta de los diferentes sectores no fueron claros. En A 4613 RG, la

reducción del peso de la semilla bajo el 33% de defoliación sin desvainado fue de 3,3% y no presentó diferencias entre las tres posiciones evaluadas. DM 3700 RR presentó una reducción de 15,6% en la porción media que se diferenció del 8,4% promedio de los sectores basal y apical y de todos los valores determinados en A 4613RG (ver columna de 33% de defoliación en Tabla 3.6). En el tratamiento con un 67% de defoliación sin desvainado, la mayor reducción se presentó en la porción apical en DM 3700 RR y fue de 28,9%, mientras que en A 4613 RG se ubicó en la porción basal y fue de 15,1%. Cuando se agrego el desvainado el patrón de respuesta se invirtió y A 4613 RG presentó su mayor reducción (16,4%) en el sector apical mientras que en DM 3700 RR se ubico en la parte basal de la misma con *ca.* 36%. En términos generales, el tercio medio fue el que menor reducción presento en ambos cultivares y el cultivar DM 3700 RR presentó una reducción significativamente mayor del peso de la semilla que A 4613 RG en aquellas posiciones y tratamientos en los que se produjeron las mayores pérdidas de peso (Tabla 3.6). Finalmente, en el experimento 3 el cultivar A 4613 RG presentó un peso relativo de la semilla promedio de todos los tratamientos de 88,9 y 86,6% en el sector apical y basal de la planta, respectivamente, los cuales fueron menores al 92,5% medido en el sector medio, y asimismo éste último valor resultó mayor al 87% que presentó el cultivar ACA 480 GR en la misma posición (Tabla 3.7). En ACA 480 GR las reducciones fueron similares en todos los sectores del tallo (Tabla 3.7).

Tabla 3.5: Peso de la semilla relativo al testigo* para cada tratamiento en ambos cultivares. Experimento 1.

Cultivar	Tratamiento				
	33%	67%	67% + desv	100%	100% + desv
Mireya 4,2 RR	97,1 a	92,6 ab	85,0 c	64,3 d	53,8 e
ACA 480 GR	97,5 a	82,9 c	87,6 bc	60,6 de	58,2 de
Cultivar	0,609				
Tratamiento	<0,001				
Posición	0,849				
Cultivar*Trat	0,025				
Cultivar*Posición	0,134				
Posición*Trat	0,216				
Cultivar*Posición*Trat	0,264				

- Las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamiento y cultivares.

Tabla 3.6: Peso de la semilla relativo al testigo* para cada tratamiento en cada sector del tallo principal en ambos cultivares. Experimento 2.

Cultivar		Tratamiento			
		33%	33% + desv	67%	67% + desv
DM 3700 RR	Basal	90,1 abc A	83,9 cde B	79,9 de C	64,1 g C
	Media	84,4 cd B	91,3 abc AB	83,5 cde BC	75,0 ef B
	Apical	93,2 ab AB	98,8 a A	71,1 fg D	89,7 bc A
A 4613 RG	Basal	95,9 ab A	101,3 a A	84,9 c BC	88,5 bc A
	Media	95,3 ab A	96,3 ab A	94,9 ab A	90,5 abc A
	Apical	98,8 a A	97,0 ab A	89,7 bc AB	83,6 c AB
Cultivar		0,030			
Tratamiento		<0,001			
Posición		0,019			
Cultivar*Trat		0,617			
Cultivar*Posición		0,009			
Posición*Trat		0,003			
Cultivar*Posición*Trat		0,001			

- Para cada cultivar las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre posición y tratamiento.
- Para cada posición las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre cultivar y tratamientos.

* El peso de mil semillas se relativizó en los tratamientos defoliados al testigo sin desvainar y en los tratamientos defoliados y desvainados al testigo con desvainado.

Tabla 3.7: Peso de la semilla relativo al testigo* para cada tratamiento y sector del tallo principal en ambos cultivares. Experimento 3.

Cultivar	Tratamiento				
	33%	33% + desv	67%	67% + desv	100%
ACA 480 GR	93,9 bcd	95,2 bc	85,9 ef	87,1 def	80,4 f
A 4613 RG	98,2 b	102,9 a	87,9 cde	87,3 def	70,3 g
Cultivar	Posición				
	Apical	Media	Basal		
ACA 480 GR	88,6 AB	87,0 B	89,8 AB		
A 4613 RG	86,6 B	92,5 A	88,9 B		
Cultivar	0,633				
Tratamiento	<0,001				
Posición	0,127				
Cultivar*Trat	0,022				
Cultivar*Posición	0,003				
Posición*Trat	0,160				
Cultivar*Posición*Trat	0,185				

- Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre cultivares y tratamientos
- Letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre cultivares y posición

Cuando se evaluó el efecto del incremento en la disponibilidad de asimilados por desvainado se encontraron interacciones significativas cultivar*posición*tratamiento en los experimento 1 ($p=0,0238$) y 2 ($p=0,0162$) (Figuras 3.7 a y b). En la mayoría de los casos de estos experimentos, los mayores incrementos del peso de los granos se registraron en la parte basal de las plantas. Por el contrario, en el experimento 3 no se hallaron interacciones entre variables y tampoco existieron diferencias significativas entre cultivares ($p=0,52$), tratamientos ($p=0,58$) y posiciones ($p=0,07$, Figura 3.7 c).

* El peso de mil semillas se relativizo en los tratamientos defoliados al testigo sin desvainar y en los tratamientos defoliados y desvainados al testigo con desvainado.

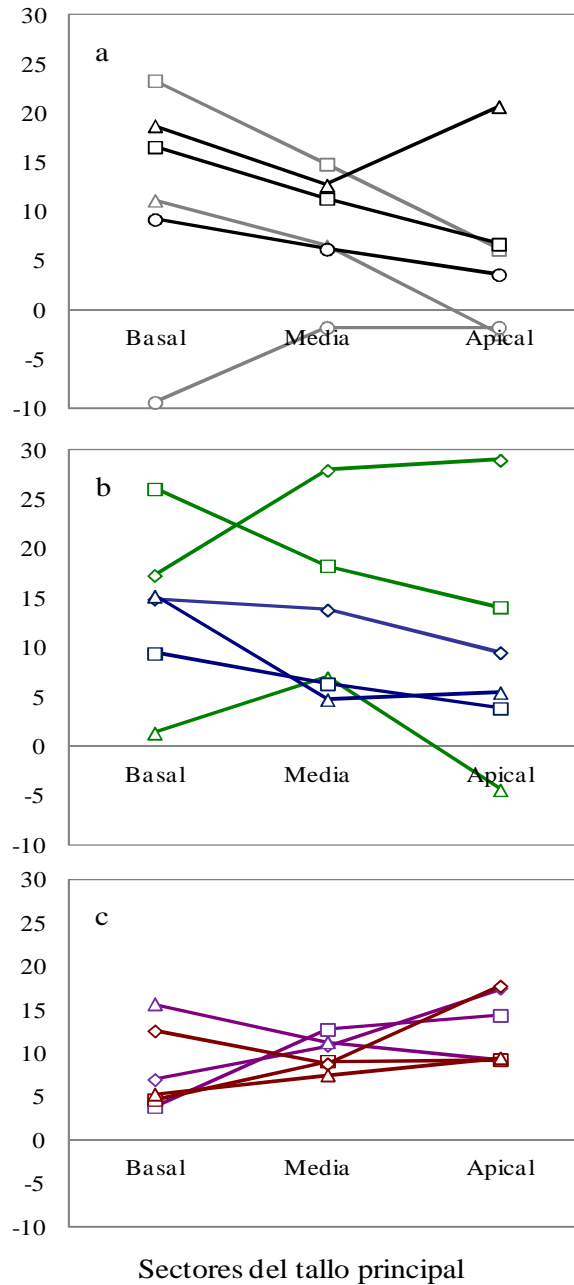


Figura 3.7 – Cambios en el peso relativo de la semilla en respuesta al desvainado en cada nivel de defoliación en la parte basal (nudos 1 a 6 ó 7 s/cultivar), media (nudos 7 u 8 s/cultivar a 14) y apical (nudos 15 a 20 ó 21 s/cultivar) del tallo principal en los experimentos 1 (a), 2 (b) y 3 (c). En cada caso, los valores fueron calculados como el cambio porcentual con respecto al tratamiento sin desvainado que se sometió al mismo tratamiento de defoliación. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

3.3.6 Incidencia de las defoliaciones sobre el rendimiento

Los efectos de las defoliaciones sobre el rendimiento difirieron entre variedades, niveles de vainas y grado de defoliación (Tabla 3.2, 3.3 y 3.4), encontrándose interacciones significativas entre el cultivar y los tratamientos aplicados en los experimento 1 ($p < 0,001$) y 3 ($p = 0,04$). En promedio para los tres experimentos, frente a una defoliación del 33% el rendimiento se redujo un $9,8 \pm 1,4\%$ respecto a los testigos sin desvainar, mientras que cuando la defoliación se incrementó a 67% la disminución del rendimiento fue de $21,5 \pm 1,7\%$. En los casos en que se aplicó defoliación total del cultivo, el rendimiento se redujo 65,8% en Mireya 4,2 RR en el experimento 1, 47,1 y 37% en ACA 480 GR en los experimento 1 y 3, respectivamente, y 47,8% en el cultivar A 4613 RG en el experimento 3. En las parcelas donde se aplicó el desvainado, las defoliaciones parciales produjeron reducciones menos marcadas en el rendimiento; bajo el nivel de 67%, el rendimiento se redujo en promedio un $17,8 \pm 1,3\%$, mientras que se presentó un solo caso donde un 33% de defoliación afectó el rendimiento (14,8%, A 4613 RG en experimento 3).

En el primer año de experimentos, ACA 480 GR presentó reducciones del rendimiento de menor intensidad que Mireya 4,2 RR. Sin embargo, debe destacarse que los rendimientos de ACA 480 GR fueron inferiores ($p < 0,001$) a los de Mireya 4,2 RR bajo todas las combinaciones de relaciones F/D excepto cuando se aplicó defoliación total (Tabla 3.2). En el segundo año de experimentos los cultivares presentaron el mismo rendimiento ($p=0,52$) en el tratamiento testigo y tampoco se hallaron diferencias en la respuesta entre los cultivares ($p=0,13$), solo se encontraron diferencias entre los tratamientos (Tabla 3.3). Durante el último año de experimentos se encontró interacción significativa ($p=0,04$) entre cultivar y tratamientos (Tabla 3.4). El cultivar A 4613 RG presentó un significativo ($p= 0,03$) mayor rendimiento (880 kg ha^{-1}) que ACA 480 GR

en el tratamiento testigo. Sin embargo, al analizar las reducciones relativas de los rendimientos no se presentaron diferencias entre cultivares bajo los niveles de 33 y 67% de defoliación, en tanto que el cultivar A 4613 RG presentó una mayor reducción ($p=0,0035$) ante una defoliación total. En los tratamientos con desvainado la reducción del rendimiento fue similar en ambos cultivares. Comparando entre campañas, el experimento 3 presentó las menores disminuciones del rendimiento coincidiendo con una menor afectación tanto del peso como del número de semillas m^{-2} .

Al relacionar los datos de los tres experimentos entre los cambios en el rendimiento con el nivel de defoliación aplicado, se encontró un modelo curvilíneo y significativo para explicar la relación entre ambas variables (Figura 3.8). El modelo sugiere que el nivel de defoliación explicó el 87,3% de la variabilidad observada en los cambios del rendimiento. Los desvíos con respecto al modelo ajustado no estuvieron relacionados con el nivel de destinos fijados ($p=0,07$) ni con el peso de las semillas en la condición testigo ($p=0,30$). Sin embargo, sí estuvieron significativamente ($p=0,04$) asociados al momento de aplicación de los tratamientos, aunque esta última variable solo explicó el 12,5% de la variabilidad observada en los mismos.

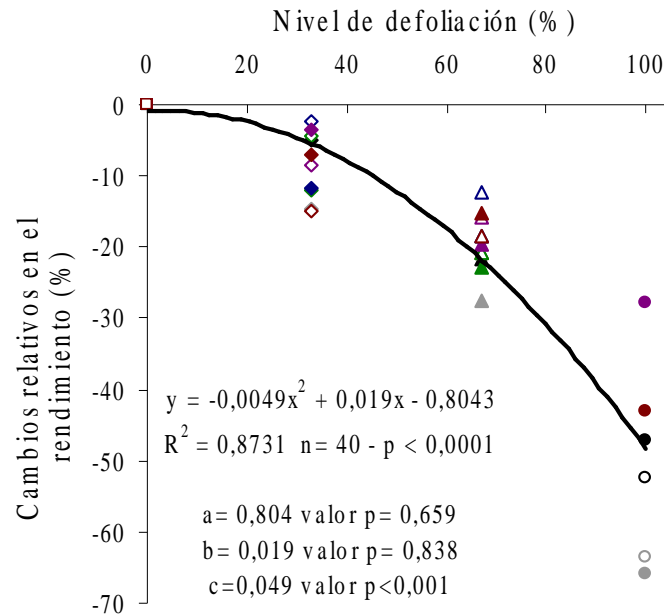


Figura 3.8 – Cambios relativos * en el rendimiento en función del nivel de defoliación aplicado para los datos promedio de cada experimento. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

Al analizar en conjunto los datos de los tres experimentos se encontró que el rendimiento estuvo más asociado al número de semillas logradas por unidad de superficie ($y = 0,1464x + 2,0261$; $R^2 = 0,70$; $p < 0,01$) que a las variaciones en el peso, si bien la relación entre el rendimiento y el peso de las semillas fue altamente significativa ($y = 2,0963x + 30,114$; $R^2 = 0,338$; $p < 0,01$). Coincidentemente, la reducción relativa del rendimiento fue, en la mayoría de los casos, mayor que la reducción relativa del peso de la semilla por efecto de la disminución en el número de granos (Figura 3.9). Sólo se

* El rendimiento se relativizó en los tratamientos defoliados al testigo sin desvainar y en los tratamientos defoliados y desvainados al testigo con desvainado

encontraron siete situaciones donde la relación se acercó al 1:1 (33 y 67% de defoliación + desvainado en DM 3700 RR y A 4613 RG en el experimento 2; 33% de defoliación en A 4613 RG y ACA 480 GR en el experimento 3 y 67% de defoliación + desvainado en ACA 480 GR en el experimento 3), correspondiendo en su mayoría a combinaciones de las defoliaciones con desvainado, lo cual sugeriría que bajo relaciones fuente/destino altas las reducciones del rendimiento estarían mayormente asociadas a la reducción del peso de las semillas.

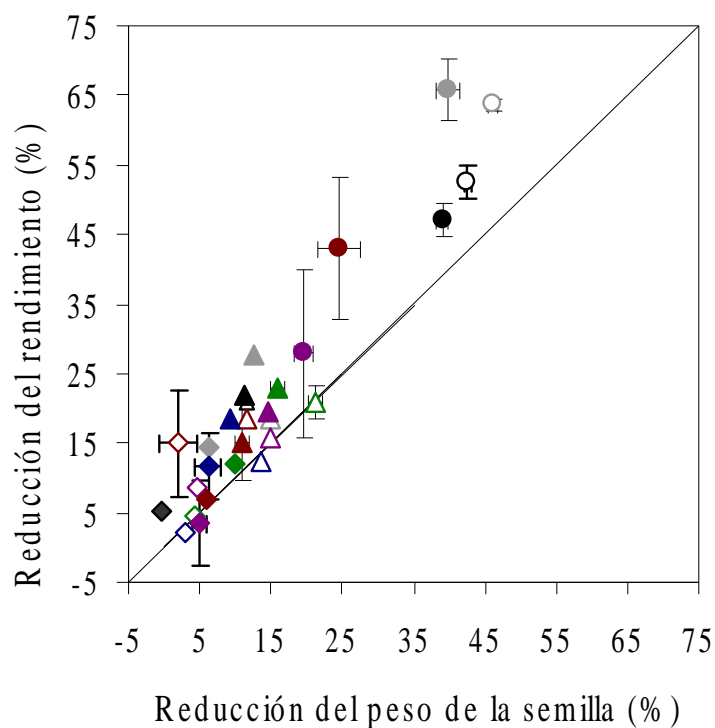


Figura 3.9 – Relación entre el % de reducción del rendimiento* y el % de reducción del peso del grano*. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. Para mayor claridad solo se presentan algunos EE.

* El rendimiento y el peso de la semilla se relativizaron en los tratamientos defoliados al testigo sin desvainar y en los tratamientos defoliados y desvainados al testigo con desvainado.

Para discriminar los efectos de la defoliación sobre el rendimiento a través de sus efectos sobre el peso de las semillas independientemente del número de semillas logrado, se estimó la relación entre el rendimiento y el número de semillas establecidas en condiciones sin defoliación (con y sin desvainado) mediante un modelo lineal para las tres variedades de mayor peso (Mireya 4,2 RR, DM 3700 RR y A 4613 RG) y otros dos modelos adicionales para ACA 480 GR. Estos modelos mostraron significativas ($p < 0,001$) relaciones entre el rendimiento y el número de semillas, y a su vez una alta proporción de la variabilidad observada en los rendimientos pudo ser explicada por las variaciones en el número de semillas por superficie (Figura 3.10 a). Se estimaron, luego, para los tratamientos de defoliación los desvíos con relación al testigo, como la diferencia entre el rendimiento real y el rendimiento estimado para el modelo ajustado y se analizó la relación entre los desvíos y el nivel de defoliación. Esta relación pudo ajustarse mediante un modelo curvilíneo, diferente para cada nivel de destinos (Figura 3.10 b). Esta relación sugiere que a medida que se incrementa el nivel de defoliación, mayor es la reducción en el peso de las semillas.

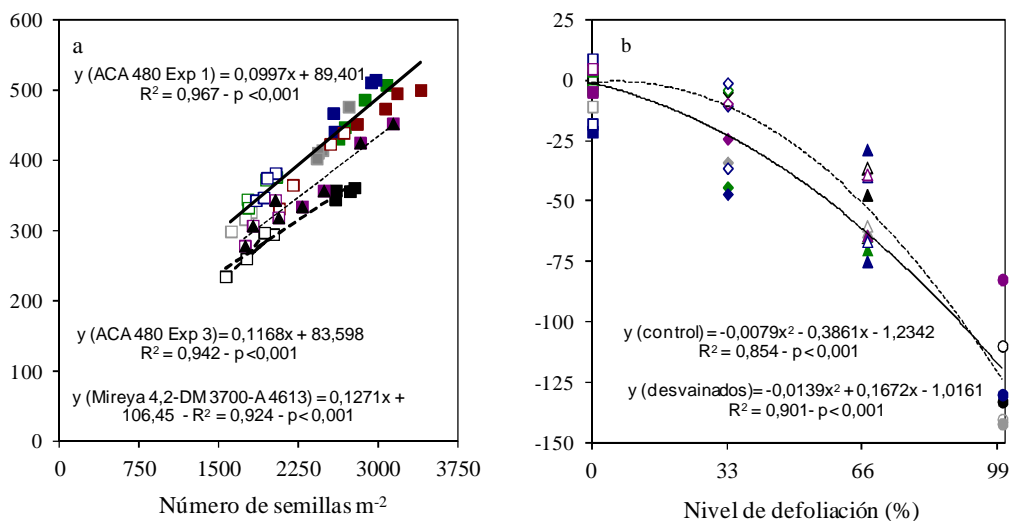


Figura 3.10 – (a) Relaciones entre el rendimiento y el número de semillas. Línea continua: ajuste para las condiciones sin defoliación en Mireya 4,2 RR, DM 3700 RR y A 4613 RG (Exp. 2) y A 4613 RG (Exp. 3); línea punteado grueso: ajuste en ACA 480 GR (Exp. 1); línea punteado fino: ajuste en ACA 480 GR (Exp. 3) y (b) Desvíos del rendimiento de los tratamientos con relación al testigo estimado. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos). Símbolos vacíos: tratamientos desvainados y símbolos llenos: sin desvainar.

3.3.7 Cuantificación del efecto de las defoliaciones mediante modelos funcionales

Si bien los modelos presentados en las figuras 3.2 d y 3.8 son altamente significativos y podrían resultar útiles para estimar las caídas en el peso de los granos y el rendimiento respectivamente, por efecto de las defoliaciones, resultan de una aplicación limitada. Es claro que estos modelos estuvieron basados en sólo tres niveles de variación (los niveles de defoliación aplicados) y que los residuos de ambos fueron, en algunos casos, elevados como para permitir estimaciones realistas de pérdidas. Para tratar de mejorar la cuantificación de las pérdidas de peso y rendimiento se analizaron modelos incluyendo variables funcionales del cultivo como (i) la fuente remanente al momento de la defoliación y (ii) la relación fuente/destino.

3.3.7.1 Cuantificación del efecto de las defoliaciones sobre el peso de las semillas

Dentro de cada nivel de número de vainas establecido (con y sin desvainado) las variaciones en el peso final de las semillas fueron explicadas consistentemente ($R^2=0.82$) mediante un modelo bilineal (Figura 3.11). Se estimó una disminución de 13,5% en el peso de la semilla por cada unidad de disminución del IAF por debajo de un nivel de IAF de $2,4 \pm 0,1$. Sin embargo, la sensibilidad del peso ante las variaciones del IAF fue mayor en los experimentos 1 y 2 con relación al experimento 3. Este hecho, evidenciado por la mayor pendiente ajustada para los dos primeros años con relación al último, probablemente este asociado al diferente momento de aplicación de los tratamientos (ver líneas punteadas Figura 3.11).

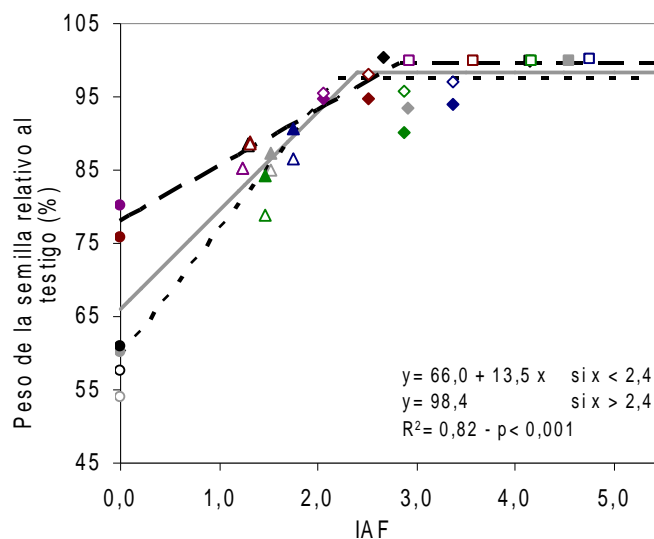


Figura 3.11 – Relación entre el cambio relativo del peso seco de la semilla y el índice de área foliar (IAF). El peso se expresó para cada variedad como relativo al testigo (con o sin desvainado) sin defoliar. Línea gris ajuste general. ($R^2=0,82$). Línea negra punteado fino ajuste para experimentos 1 y 2 ($y=59,5 + 17,3 x$ si $x \leq 2,2$; $y=97,6$ si $x > 2,2$ $R^2=0,91$), Línea negra punteado grueso ajuste para exp. 3 ($y=78 + 7,6 x$ si $x \leq 2,8$; $y=99,6$ si $x > 2,2$ $R^2=0,84$). Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos) en combinación con (símbolos

abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

Cuando se estimó la fuente remanente a partir del % de radiación fotosintéticamente activa interceptada se ajustó un modelo lineal altamente significativo (Figura 3.12), que sugiere que la pérdida de capacidad de captura de radiación por parte del cultivo reducirá el peso de la semilla, a razón de un 0,5% por cada % de pérdida en la eficiencia de intercepción.

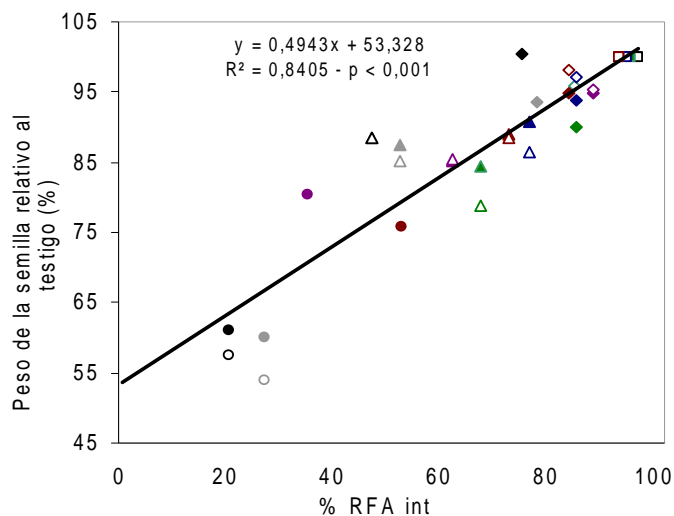


Figura 3.12 – Relación entre el cambio relativo del peso seco de la semilla y el porcentaje de radiación fotosintéticamente activa interceptada. El peso se expresó para cada cultivar como relativo al testigo (con o sin desvainado) sin defoliar. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% de defoliación (rombos), 67% de defoliación (triángulos), 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

Al incluirse como variable dependiente la relación F/D estimada a partir del IAF remanente por unidad de semilla cosechada, la distribución de residuos condujo al ajuste de modelos de reducción del peso de la semilla en forma separada para cada nivel

de destinos (Figura 3.13). No se encontraron diferencias significativas ($p=0,59$) en la tasa de reducción del peso de la semilla. Sin embargo, el umbral por encima del cual el peso de la semilla se maximiza, fue significativamente ($p= 0,04$) mayor en los tratamientos defoliados en los cuales se redujo el número de granos (Figura 3.13). Esto sugeriría que cuando el peso de los granos es cercano al potencial, se requiere de una mayor relación fuente/destino para sostener la mayor demanda de asimilados que presentan estos granos debido a su mayor tamaño. Si bien no pudieron ajustarse modelos diferentes para cada variedad, DM 3700 RR, mostró consistentemente residuos negativos con relación a los modelos ajustados, sugiriendo una mayor tasa de caída del peso por unidad de disminución del IAF y de la relación fuente/destino.

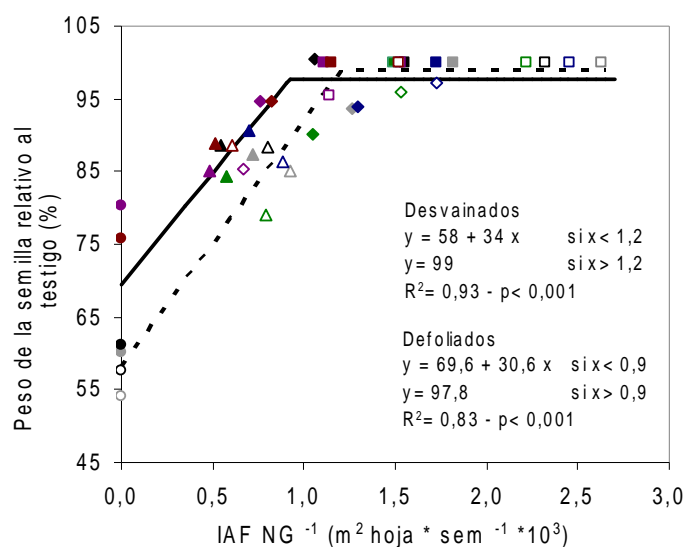


Figura 3.13 – Relación entre el cambio relativo del peso seco de la semilla y el IAF * NG^{-1} . El peso se expresó para cada cultivar como relativo al testigo (con o sin desvainado) sin defoliar. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% de defoliación (rombos), 67% de defoliación (triángulos), 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. Línea entera: tratamientos defoliados y línea punteada: tratamientos desvainados.

Al utilizar el %RFAi por unidad de granos como estimador de la relación F/D el ajuste del modelo fue menor al obtenido utilizando como medida de la fuente al IAF; sin embargo, pudo establecerse un umbral diferente ($p=0,07$) de % de RFAi por semilla según el nivel de destinos establecidos, por encima del cual se maximizaría el peso de las semillas (Figura 3.14). Estos modelos permiten estimar el número de semillas máximo por encima del cual es poco probable alcanzar el máximo tamaño de la semilla, para un nivel de intercepción de radiación dado. Así, por ejemplo, con plena intercepción de radiación (RFAi=95%), un cultivo que produzca más de 2698 ± 82 semillas m^{-2} reducirá su peso de semillas linealmente a medida que se reduzca la captura de radiación; en cambio, si se establecieron al inicio del llenado condiciones de bajo número de granos y elevada área foliar (es decir, se maneja una expectativa de incremento del peso de los granos con relación a una situación normal) el umbral para que se produzcan reducciones en el peso cae a 2235 ± 35 semillas m^{-2} . Por debajo de los umbrales estimados, la tasa de reducción del peso de las semilla por unidad de caída de intercepción de radiación fue similar en ambas situaciones de número de granos ($p=0,59$)

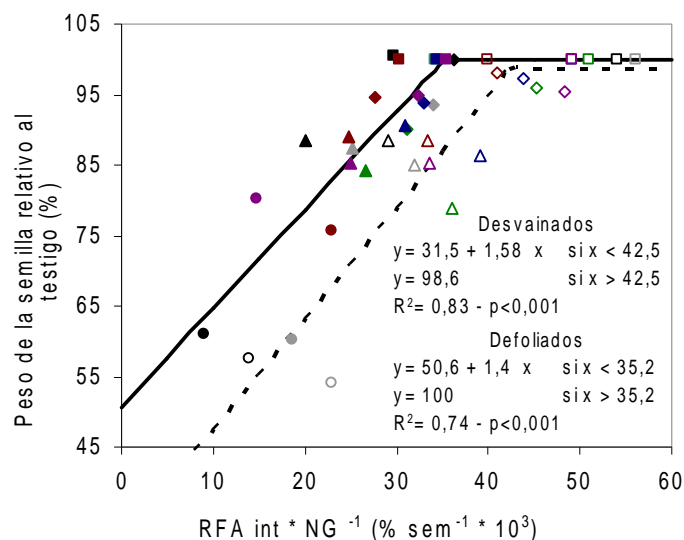


Figura 3.14 – Relación entre el cambio relativo del peso seco de la semilla y % RFAi * NG⁻¹. El peso se expresó para cada cultivar como relativo al testigo (con o sin desvainado) sin defoliar. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% de defoliación (rombos), 67% de defoliación (triángulos), 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. Línea entera: tratamientos defoliados y línea punteada: tratamientos desvainados.

3.3.7.2 Cuantificación del efecto de las defoliaciones sobre el rendimiento

El modelo bi-lineal basado en los cambios de IAF permitió explicar las variaciones en el rendimiento ($R^2 = 0,85$; Figura 3.15). Sin embargo, en el modelo de estimación del rendimiento a partir del IAF existió una gran variabilidad entre cultivares, produciéndose las mayores caídas en Mireya 4.2 RR, el cultivar que más modificó el número de granos en respuesta a la defoliación y que presentó los mayores residuales. Más aún, existieron muchos casos en los que por encima del valor de IAF que maximizaría el rendimiento (2,2) las reducciones del rendimiento fueron evidentes. Estas situaciones (señaladas con una elipse en la figura 3.15) correspondieron al cultivar

Mireya 4,2RR (Exp. 1) y a los cultivares del exp. 2 (DM 3700 RR y A4613 RG), los cuales redujeron el rendimiento frente a defoliaciones moderadas (33%) a pesar de que el valor de IAF remanente era relativamente alto; mas aún, estas tres situaciones tuvieron los mayores desvíos negativos con relación al ajuste general.

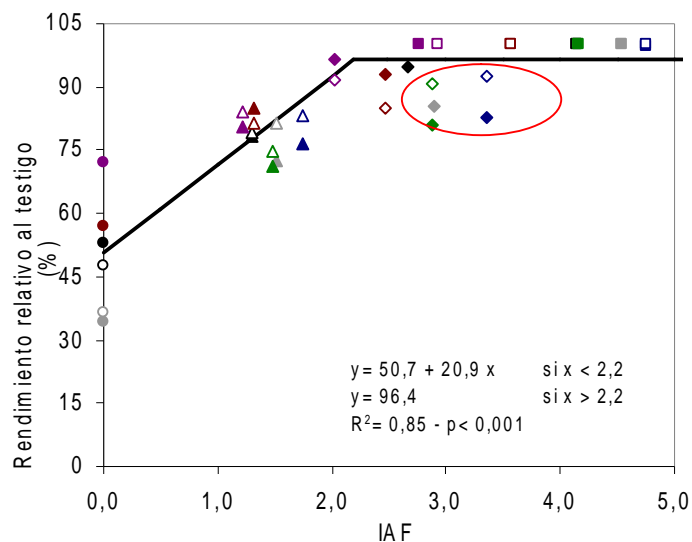


Figura 3.15 – Relación entre el rendimiento relativo (estimado como el máximo para cada cultivar y nivel de vainas) y el IAF. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% de defoliación (rombos), 67% de defoliación (triángulos), 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. La elipse incluye puntos que no maximizaron su rendimiento por encima del IAF umbral (ver texto)

Se encontró una relación lineal, positiva y altamente significativa entre el rendimiento relativo y la radiación fotosintéticamente activa interceptada (Fig. 3.16), que sugiere que cualquier mismo nivel de defoliación que genere diferentes reducciones en el % de RFAi generará reducción del rendimiento, independientemente de cuál haya sido la caída porcentual del área foliar (Fig. 3.16). Así, en los experimentos 1 y 2, la reducción significativa del rendimiento se produjo con la menor intensidad de

defoliación (33%), la cual generó una reducción media de la intercepción de la radiación de *ca.* $13 \pm 3,6\%$. En el experimento 3 ninguno de los cultivares sufrió reducciones significativas del rendimiento bajo el 33% de defoliación, el cual equivalió a una reducción del 5,8 y 10,1% de la RFAi en ACA 480 GR y A 4613 RG respectivamente. A diferencia de lo encontrado en el modelo basado en los cambios de IAF (Fig. 3.15) uno de los cultivares (ACA 480 GR, en el experimento 1) mostró un comportamiento diferente al resto y, debido a ello, su respuesta a los cambios de % RFAi se ajustó mediante un modelo diferente (línea punteada en la Fig. 3.16).

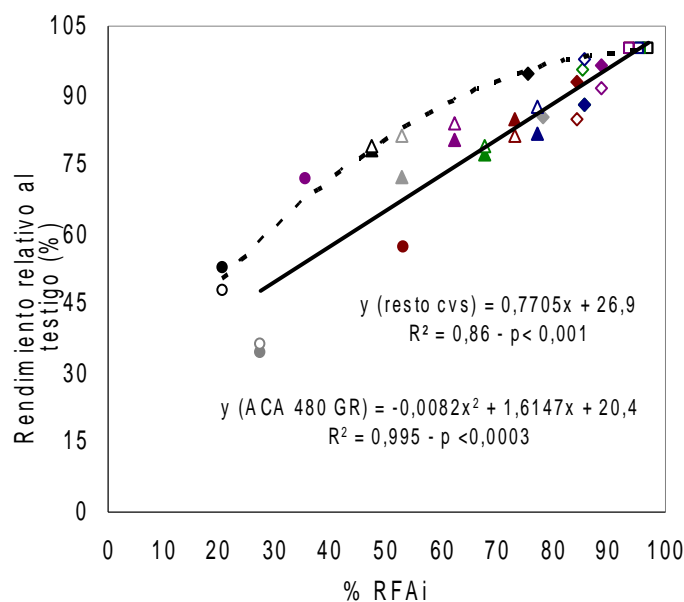


Figura 3.16 – Relación entre el rendimiento relativo al testigo (estimado para cada cultivar y nivel de vainas) y el % RFAi. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos) en combinación con (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. Línea punteada: ajuste ACA 480 GR en exp.1 y línea entera ajuste resto de los cultivares.

Esta respuesta diferente estuvo, probablemente asociada a que en el experimento 1, el cultivar ACA 480 GR fue afectado por el vuelco y, si bien fue enderezado a través de la utilización de hilos plásticos, la estructura del cultivo quedó afectada, generándose un canopeo más erectófilo. Esto se pudo comprobar al relacionar el % RFAi con el IAF remanente luego de la defoliación. El cultivar ACA 480 GR en el experimento 1 mostró una mayor reducción del % RFAi que el resto de los cultivares por cada unidad de reducción del IAF (Figura 3.17). Sin embargo, estas condiciones no se correspondieron con una mayor reducción del rendimiento (Figura 3.16). Una explicación posible a este comportamiento podría subyacer en la metodología de estimación de la reducción del rendimiento, en donde para cada cultivar se le estima relativizado el valor obtenido en cada nivel de defoliación y nivel de desvainado a su respectivo tratamiento testigo. En el caso del cultivar ACA 480 GR, es probable que el vuelco haya generado un impacto diferencial en el potencial del rendimiento de cada uno de los tratamientos, siendo su tratamiento testigo el de menor rendimiento entre todos los cultivares evaluados.

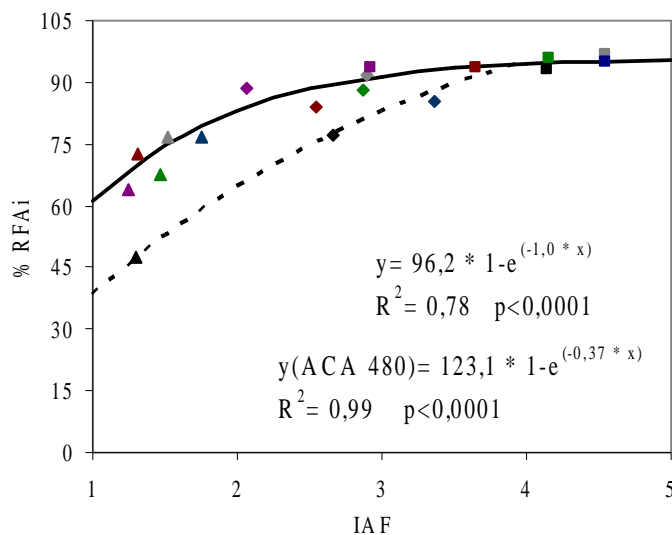


Figura 3.17 – Relación entre el % RFAi y el IAF. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% de defoliación (rombos) y 67% de defoliación (triángulos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. Línea punteada: ajuste para ACA 480 GR en Exp.1 y línea entera, ajuste para el resto de los cultivares. Símbolos vacíos: tratamientos desvainados y símbolos llenos: sin desvainar

Al considerarse como variable independiente la relación F/D estimada a partir del IAF por unidad de grano cosechado, se encontraron ajustes bi-lineales altamente significativos para cada nivel de destinos (Figura 3.18). Se estableció un umbral diferente ($p < 0,003$) en la relación F/D a partir del cual se producirían reducciones de rendimiento y no se encontraron diferencias significativas en la tasa de reducción del rendimiento entre los tratamientos con y sin desvainado ($p = 0,49$). Estas relaciones sugieren que la cantidad mínima de área foliar por semilla para sostener el rendimiento máximo son diferentes según el nivel de destinos establecidos, pero una vez que la fuente es reducida por debajo de éste umbral, la tasa de reducción del rendimiento es similar independientemente del nivel de destinos fijados.

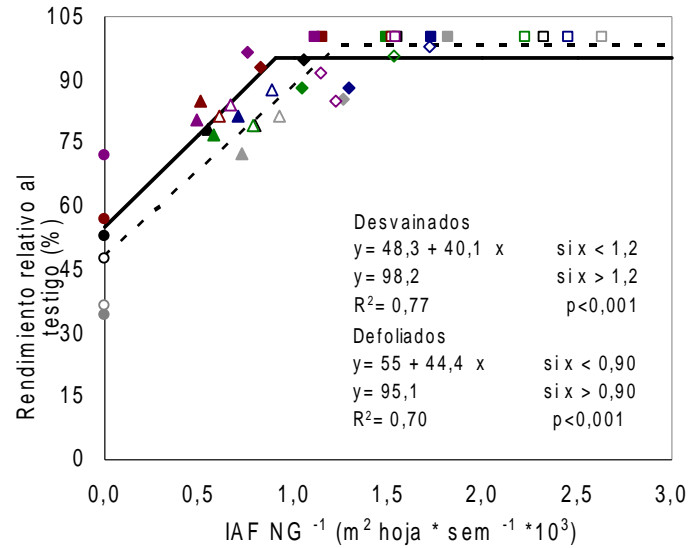


Figura 3.18 – Relación entre el rendimiento relativo (estimado como el máximo para cada variedad y nivel de vainas) y el $IAF \cdot NG^{-1}$. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% de defoliación (rombos), 67% de defoliación (triángulos), 100% de defoliación (círculos) en combinación con (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. Línea entera: tratamientos defoliados y línea punteada: tratamientos desvainados.

Se encontraron relaciones lineal plateau entre el rendimiento relativo y la relación fuente/destino calculada como el $\% RFAi \text{ sem}^{-1}$ (miles) para cada nivel de destinos (Figura 3.19). En este caso, los umbrales de relación F/D a partir de los cuales el rendimiento se ve afectado no fueron significativamente diferentes ($p = 0,27$), y tampoco lo fue la tasa de reducción del rendimiento al igual que lo obtenido en el modelo que utilizó el $IAF \cdot NG^{-1}$.

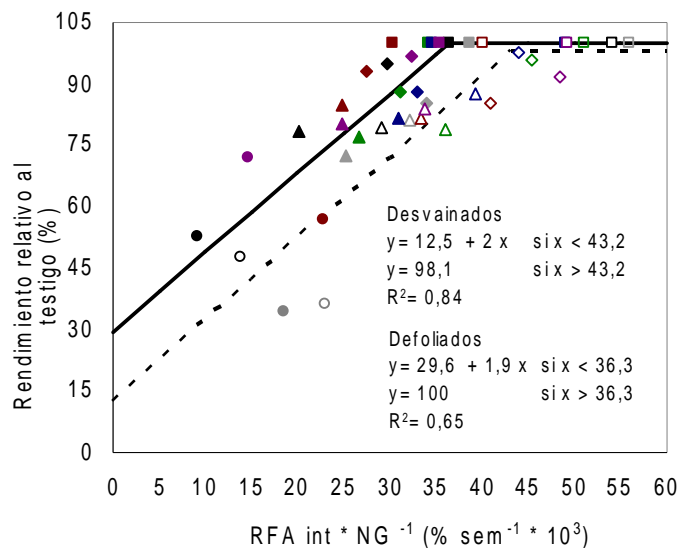


Figura 3.19 – Relación entre el rendimiento relativo al testigo (estimado para cada variedad y nivel de vainas) y el % RFAi * NG⁻¹ (% miles). Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% de defoliación (rombos), 67% de defoliación (triángulos), 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. Línea punteada: ajuste para tratamientos desvainados y Línea entera: ajuste para tratamientos defoliados.

3.4 DISCUSIÓN

Los cultivos de soja presentados en este estudio se mantuvieron regados, fertilizados y libres de adversidades y a pesar de ello se manifestaron fuertes restricciones por fuente para el crecimiento de las semillas. Éstas se tradujeron en reducciones del peso al aplicar defoliaciones de variada intensidad y en incrementos del mismo al reducir el número de vainas fijadas. La frecuente limitación de fuente para el crecimiento de las semillas de soja ha sido documentada previamente (McAlister y Krober, 1958; Egli *et al.*, 1985 y 1989; Board y Harville, 1998; Munier-Jolain *et al.*, 1998; Egli y Bruening, 2001 citado de Borrás *et al.*, 2004). Frente a reducciones de asimilados, se han estimado reducciones en el peso de la semilla de entre 0,28 y 0,67% por cada % de reducción de asimilados, con un máximo entre 22 y 59%

cuando la reducción de asimilados se reduce en un 100%, lo que sugiere un aporte de las reservas en el mantenimiento del peso de las semillas ya que la fijación de carbono de las vainas es prácticamente despreciable (Sambo *et al.*, 1977). En su análisis, Borrás *et al.* (2004) ajustó un modelo con datos provenientes de ensayos con reducciones de fuente causadas tanto por defoliación como por reducción de la radiación por sombreo y los porcentajes de cambios en los niveles de asimilados se estimaron a partir del nivel de la manipulación efectuada. Para soja determinó un 0,409 % de reducción en el peso de la semilla por unidad de reducción en la relación F/D, con un rango entre 0,279 y 0,666 (Borrás *et al.*, 2004). En los experimentos aquí reportados, la tasa de reducción del peso de los granos fue similar cuando el nivel de asimilados se estimó a partir de datos de IAF (Fig. 3.20 a). Sin embargo, cuando la reducción en la disponibilidad de asimilados fue medida con el % RFAi (Figura 3.20 b) la reducción del peso de las semillas se redujo con una pendiente mayor y cercana a 1. Las diferencias en los valores de las pendientes se deberían a que la relación entre la reducción del IAF y el crecimiento del cultivo no es lineal ni directa, sino que resulta del impacto que el área foliar tiene sobre la eficiencia de intercepción de radiación. Por lo tanto, parecería que cuantificar la fuente a través de la intercepción es un mejor estimador que el IAF del nivel de asimilados disponibles. En esos términos, la mayor pendiente de la relación sugiere que el peso de los granos está directamente asociado con la fuente remanente y que el rol de las reservas en contribuir al crecimiento de las semillas no sería tan importante por lo que es necesario realizar una valoración directa de su aporte cuando se efectúan defoliaciones. Este aspecto se abordará en el capítulo 5 de esta tesis.

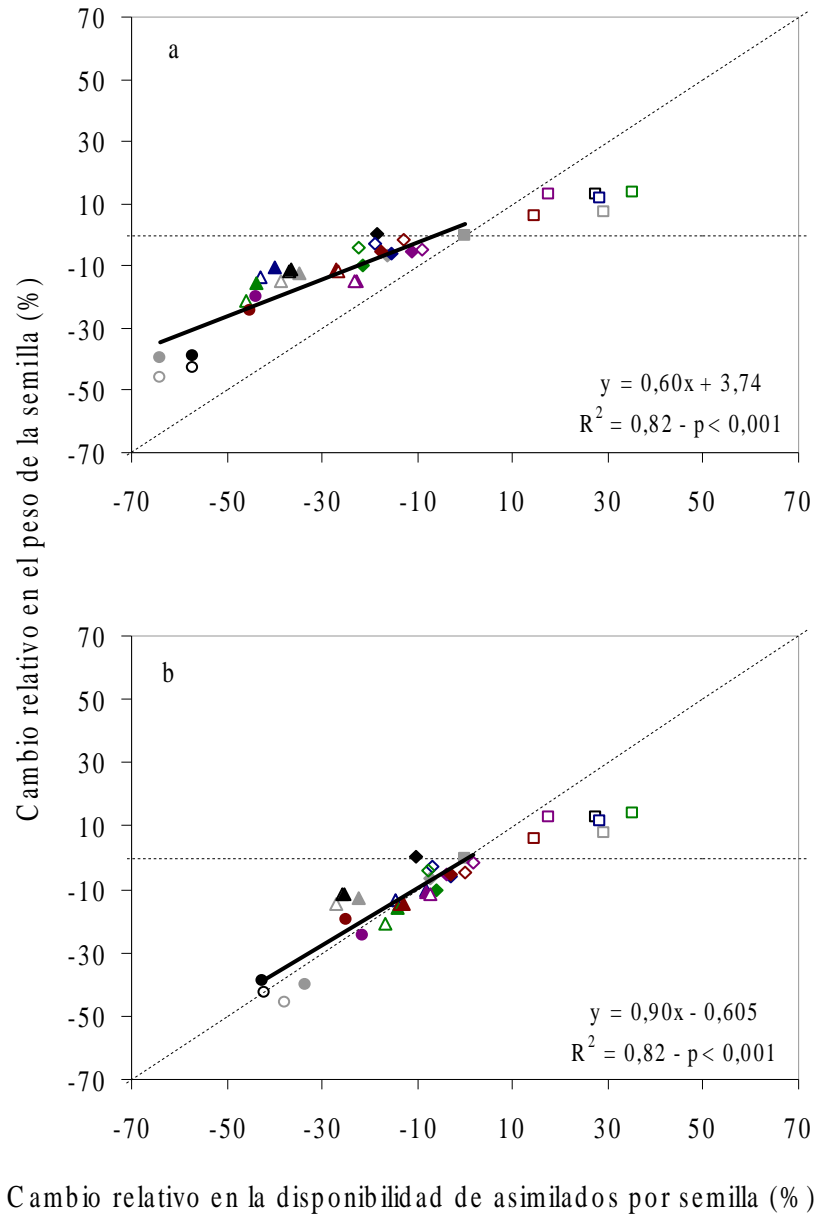


Figura 3.20 – Relación entre el cambio relativo* del peso seco de la semilla y el cambio relativo en la disponibilidad de asimilados por semilla estimados a partir de (a) el IAF, o (b) el % RFAi por unidad de semilla. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. Línea punteada: relación 1:1 y línea entera: ajuste para todos los tratamientos excepto testigos desvainados.

* Dentro de cada experimento y variedad todos los tratamientos están relativizados al testigo sin desvainar

Frente a incrementos en la disponibilidad de asimilados por semilla, generados por el desvainado, el peso de las semillas aumentó en promedio un $10,8 \pm 1,4\%$ (entre el 5 y el 14%). Estas respuestas se asemejaron a aquellos casos de menor respuesta estimado por Borrás *et al.* (2004), quien estimó los límites de 12 y 112% de incremento para niveles saturantes de asimilados obtenidos de un base de datos provenientes de: (i) experimentos a campo donde al cultivo se le aplicó el raleo de vainas y (ii) estudios en invernadero y cámaras de cultivo donde se hizo cultivo *in vitro* de semillas y cotiledones. Esto sugiere que aun las relaciones fuente/destino más ventajosas exploradas en este experimento están aun sometiendo al cultivo a cierto grado de limitación por fuente.

Este estudio permitió, además de caracterizar las relaciones fuente/destino que pueden experimentar cultivos de soja bajo riego en la región sojera central de la Argentina; si bien ésta condición no es la frecuentemente hallada, ya que los cultivos son realizados mayoritariamente en condición de secano, impone el límite que podría esperarse bajo condiciones en las que se maximice el rendimiento. Los experimentos realizados han servido para poner de manifiesto algunos aspectos fundamentales relacionados con las bases que definen las variaciones de peso de las semillas de soja: (i) cómo las limitaciones por fuente en etapas tardías del llenado afectan el rendimiento, a través de su efecto sobre los componentes del rendimiento (número y peso de semillas), (ii) cuánto es afectado el rendimiento, a través del efecto sobre los componentes fisiológicos principalmente afectados (IAF y eficiencia de intercepción), (iii) cómo la liberación de fuente, mediante el desvainado, puede modificar las relaciones F/D y, por ende, modificar el efecto de un determinado nivel de defoliación y (iv) si los efectos de las defoliaciones impactan de manera diferente en las distintas posiciones de las plantas.

3.4.1 Impacto de las limitaciones por fuente a través de defoliaciones tardías sobre el rendimiento y sus componentes

La reducción del rendimiento que exhibieron los cultivares utilizados en este estudio fue máxima (56,4%) cuando se aplicaron defoliaciones totales, siendo en el experimento 1 mayores al 43,7% observado por Goli y Weaver (1986) y al 40% medido por Board *et al.* (1994). Dichos autores realizaron tratamientos de defoliación idénticos en su intensidad y levemente retrasados en el momento fenológico de su aplicación respecto a lo realizado en el experimento 1. El menor impacto sobre el rendimiento registrado en A 4613 RG (43%) y ACA 480 GR (28%) frente a una defoliación total ocurrida en un momento más tardío del llenado (*ca.* R6), es consistente con los resultados de trabajos previos (Board *et al.*, 1994, 1997 y 2010), que han reportado una disminución en la pérdida del rendimiento con el atraso de su ocurrencia, Estudios de Board *et al.*, (1994, 1997) reportaron reducciones de 40 - 50% y 16,9 - 21% en un momento del desarrollo que definieron como el punto temporal medio (R6.3) y en cuarto final del llenado de granos (R6.6), respectivamente.

En términos generales, las reducciones del rendimiento por defoliaciones totales registradas por los cultivares utilizados en nuestro estudio se ajustaron al modelo de predicción obtenido por Board *et al.*, (2010), quienes determinaron que las defoliaciones totales generaban las mayores reducciones del rendimiento en los estadios iniciales del llenado de las semillas (78%) y que gradualmente disminuían con el progreso del llenado, obteniendo una ecuación ($y = -49,4x + 348,7$; $R^2 = 0,95$) donde por cada 0,1 unidad de retraso (medida como % del llenado alcanzado respecto al total) en el estado de desarrollo resultaba en un 5% de disminución en las pérdidas de rendimientos.

Los efectos de las defoliaciones sobre el rendimiento fueron provocados tanto por la reducción del número de semillas m^{-2} como por la reducción del peso promedio de las mismas, estando el rendimiento de los cultivares mayormente asociado al número de semillas m^{-2} al igual que lo observaron Shibles *et al.* (1975) y Egli (1993). Las diferencias en el número de semillas m^{-2} obtenidas a cosecha podrían deberse a las diferencias en la disponibilidad de asimilados creadas por los diferentes tratamientos en relación con el nivel de vainas que se hallaban desarrollándose en cada nudo de la planta y también al estado de desarrollo de las vainas. Taylor *et al.* (1982) concluyó que el aborto de vainas causado por la falta de suministro de fotoasimilados es un factor principal que limita el rendimiento de la soja. Diversos autores han reportado que el menor rendimiento es causado por un menor número de vainas o semillas (Board y Harville, 1993; Caviness y Thomas, 1980; McAlister y Krober, 1958) y se ha establecido una relación lineal entre la tasa de crecimiento del cultivo durante la etapa de floración y fijación del número de vainas con el número de semillas (Herbert y Lichtfield, 1982; Ramseur *et al.*, 1985; Egli y Zhen-Wen, 1991; Egli, 1993, Board y Harville, 1994 y Board *et al.*, 1995). Sin embargo, según Board y Tan (1995) el número final de vainas y por ende el número de semillas m^{-2} se determinan entre R1 hasta 10 a 12 días después de R5, por lo que la aplicación de los tratamientos en el presente estudio – 13 a 24 días luego de R5 – no debería haber afectado el número de semillas por unidad de superficie. El hábito de crecimiento indeterminado de los cultivares utilizados en este estudio difirió del utilizado por Board y Tan (1995; cultivar Centennial, GM VI determinado) y sugeriría que el número de vainas podría verse mayormente restringido (según el nivel de la reducción de la fuente) por el mayor solapamiento que presentan los cultivares de hábito de crecimiento indeterminado entre el crecimiento vegetativo y reproductivo.

Sin embargo, estudios recientes de Egli *et al.* (2006) que compararon los perfiles de determinación del número de vainas en cultivares determinados e indeterminados, encontraron que el final del período de fijación de vainas no ocurre más alejado del momento de R5 en cultivares indeterminados como los utilizados en este tesis. Claramente, el final del período crítico no está aún completamente definido para soja. Más aún, Egli (1997) obtuvo cambios en el número de semillas con reducciones de la radiación en el inicio de R6 y numerosos estudios han considerado que el número de semillas y vainas están relacionados con la fotosíntesis y duración del período crítico, el cual ubicaron entre los estadios de inicios de floración (R1) y el estado de tamaño máximo de la semilla o R6, (Jiang y Egli, 1995; Egli, 1997,1998, Kantolic y Slafer, 2001, 2005 y 2007).

Generalmente, las vainas que alcanzaron su máximo tamaño y poseen semillas en activo crecimiento o listas para iniciar el crecimiento exponencial sobreviven a la restricción de asimilados sin tener en cuenta el momento en que se desarrollaron (Egli y Bruening, 2006). Por lo tanto, las mermas en el número de vainas registradas en el presente estudio sugiere que, al momento de la aplicación de los tratamientos los cultivares evaluados podrían tener, todavía, cierta cantidad de vainas aún en un estado de sensibilidad a la falta de asimilados y que las diferencias entre cultivares estén relacionados a la ubicación relativa de la aplicación del tratamiento con relación a la finalización del período de producción de vainas en cada cultivar y experimento. Coincidentemente, en nuestro estudio se determinó una relación significativa entre el porcentaje de reducción del número de semillas y el momento de aplicación de los tratamientos, expresado como días desde R5, lo cual sugiere que a medida que el cultivo finaliza el período crítico para la definición del número de granos, el efecto sobre este componente es menor. Sin embargo, defoliaciones totales

producidas en nuestro estudio también produjeron el aborto de vainas que habían alcanzado su máximo tamaño. Este efecto coincide con lo detectado por Egli y Bruening (2006), quienes generaron restricciones severas de fuente (*ie.* 90% de sombreado) hacia el final de floración y provocaron una significativa pérdida de vainas de máximo tamaño. Por lo tanto, la finalización del período crítico para el número de vainas podría demorarse cuando se produce un estrés severo, como el provocado por una defoliación total. Existen evidencias claras de que la soja es tolerante a cortos (entre 4 - 9 días) periodos de estrés por reducción de radiación solar incidente durante la floración, pero cuando las restricciones son prolongadas (mayor a 12 - 16 días) se produce el aborto de las vainas, que es mayor cuanto más fuerte sea la restricción de asimilados (Egli, 2010). En nuestro estudio tanto la intensidad, definida no solo como el área foliar removida sino también condicionada por el número de destinos presentes, habría determinado el grado de reducción del número de semillas. Más aún, la reducción del rendimiento estuvo plenamente asociada a la reducción del peso de la semilla solamente en algunas situaciones bajo desvainado y defoliaciones parciales. Por lo tanto, de lo anterior surge que las defoliaciones posteriores a R5 tenderán a reducir el número de vainas, y que estas reducciones serán mayores bajo la combinación de tres condiciones (i) que aún haya vainas que no hayan finalizado su elongación, (ii) que la defoliación sea severa y (iii) que el número de semillas ya fijadas sea alto. En nuestro estudio se encontró que existe variabilidad entre los cultivares evaluados ante una defoliación total aún en el estado de R6 en como se afectan los componentes del rendimiento. El cultivar ACA 480 GR presentó en el experimento 3 una mayor reducción del peso de la semilla (19,5%) que del número de las mismas por unidad de superficie (10,1%), mientras que A 4613 RG presentó un 24,5% en ambos componentes numéricos del rendimiento. No

se encontraron evidencias que apoyen que la característica genotípica asociada a la respuesta a defoliaciones esté vinculada al peso potencial de las semillas, por lo que debe aún evaluarse a qué se deben los diferentes comportamientos.

3.4.2 Las defoliaciones y los efectos sobre el IAF y la RFAi

Defoliaciones parciales del 33%, no siempre causaron reducciones significativas en el rendimiento. De acuerdo al análisis de las bases ecofisiológicas de la generación del rendimiento, esta respuesta se manifestó en estos experimentos debido a que aún luego de la defoliación, el IAF remanente fue elevado y la intercepción de radiación fue poco afectada. Al incrementar el nivel de defoliación aumentó también el nivel de pérdida de rendimiento. El 67% de defoliación presentó valores de disminución del $21,5 \pm 1,7\%$ rendimiento, similares a los citados por Turnipseed y Kogan (1987) quienes utilizaron un 70% de defoliación en el estadio de R6 y encontraron reducciones del orden del 20%. Esto podría sugerir que el nivel de defoliación por sí mismo es un buen estimador de las pérdidas del rendimiento esperables. Sin embargo, la consideración del área foliar del cultivo que permanece en la planta (IAF remanente), también parece un buen criterio para cuantificar los efectos sobre el peso y el rendimiento que pueden obtenerse en niveles intermedios de defoliación. Herbert *et al.* (1992) utilizaron cultivares determinados y defoliaciones hechas desde R5-R6, determinaron que el IAF era un mejor predictor del rendimiento respecto a otros predictores testeados (área foliar removida y % de defoliación). Klubertanz *et al.* (1996) utilizaron cultivares indeterminados y defoliaciones a partir de plena floración (simulando el progreso en la reducción del área foliar producido naturalmente por las orugas defoliadoras) y también determinaron que los modelos de estimación del rendimiento basados en el IAF

remanente poseían mejor precisión cuando se los contrastó con los modelos que utilizaron el área foliar removida.

Si bien, durante el período posterior a la aplicación de los tratamientos el IAF y la RFAi% disminuyen progresivamente como consecuencia de la senescencia foliar, la duración del IAF y la radiación acumulada durante el llenado serán menores en la medida que el punto de partida (luego de aplicados los tratamientos) se reduzca, ya que no son esperables incrementos en la duración del llenado asociados a cambios en el nivel de área foliar (Egli, 1998). El tipo de manipulación realizada para disminuir el área foliar, que consistió en una defoliación pareja en diferentes estratos del canopeo, permite desestimar la existencia de grandes cambios en la eficiencia en el uso de la radiación, ya que se tendió a mantener la estructura de las plantas y la edad promedio de las hojas. Por lo tanto, las caídas en la radiación interceptada se traducirán, directamente, en caídas en la tasa de crecimiento del cultivo durante el llenado, resultando en un buen estimador de la capacidad del cultivo de generar asimilados durante esta fase. El IAF, además de contribuir a la síntesis de compuestos carbonados, constituye un importante reservorio para el nitrógeno que es traslocado hacia las semillas en crecimiento. El estrés de nitrógeno durante las fases de crecimiento de las semillas tiende a reducir el período de llenado, disminuyendo el peso final de los granos (Egli *et al.*, 1985). Por lo tanto, los modelos estimados en estos estudios guardan un vínculo funcional con las principales determinantes del rendimiento del cultivo. Es claro, sin embargo, que en los experimentos realizados, todas las situaciones partieron de condiciones de referencia de elevado IAF y máxima interceptación de radiación; restaría evaluar la validez de los modelos estimados para defoliaciones que se originen en cultivos con menor nivel inicial de área foliar.

Contrariamente a lo propuesto por la hipótesis, los efectos de las defoliaciones no fueron menos importantes cuando se aplicó el desvainado y la inclusión de la relación fuente/destino como variable explicativa del nivel de pérdidas de peso o rendimiento no mejoró la predicción de los modelos. Esto se debió a que los efectos del desvainado difirieron según el nivel de defoliación aplicado, según se discute en la sección siguiente.

3.4.3 Efecto del desvainado combinado con defoliaciones

El nivel de desvainado alcanzado fue de $31,4 \pm 0,9\%$, dicho porcentaje indica la producción y fijación de vainas posteriormente al inicio de la aplicación de los tratamientos. Con este nivel de reducción en el número de semillas, cuando el desvainado se efectuó sin defoliación o con defoliaciones leves (33% de defoliación), se obtuvieron incrementos de entre el 5 y el 14% en el peso de la semilla con relación a la situación control. Estos incrementos fueron inferiores a los obtenidos por Munier-Jolain *et al.* (1998) quienes redujeron el número de semilla por planta en un 77,8% y obtuvieron un incremento del peso de la semilla del 20,5%. Más recientemente, Proulx y Naeve (2009) en el estado de R5 generaron diferentes niveles de desvainado y obtuvieron para el nivel de 40% una respuesta del 22% de incremento en el peso de la semilla. Si bien no está claro por qué los incrementos logrados en estos estudios fueron menores a los encontrados en la bibliografía, el número de granos establecidos en los tratamientos testigo en los experimentos de Munier-Jolain *et al.* (1998) y Proulx y Naeve (2009) fueron inferiores a los obtenidos en nuestros experimentos, sugiriendo que aún la situación con desvainado podría encontrarse limitada por fuente.

El desvainado presentó una respuesta media diferencial según el nivel de defoliación alcanzado. Con un 33% de defoliación y desvainado se obtuvieron reducciones no siempre significativas del rendimiento, siendo el peso de los granos similar al del testigo desvainado y superior al logrado con un nivel similar de defoliación y con carga completa de frutos. Sin embargo, cuando se aplicó 67% de defoliación o defoliación total el peso de las semillas se redujo más cuando se acompañó con desvainado, en la mayoría de las situaciones. La mayor reducción relativa en respuesta a defoliaciones intensas en aquellas situaciones en donde el número de destinos fue bajo, estaría ligada a los mayores tamaños potenciales de semilla que se alcanzan en los tratamientos testigo con desvainado. Pero, además, estas respuestas sugieren que la capacidad de la planta de producir asimilados es más relevante que la demanda individual de asimilados de las vainas, al momento de definirse el peso final de los granos. Si bien al reducirse el número de destinos aumenta la cantidad de asimilados por semilla, de alguna manera los requerimientos de cada semilla son mayores cuando el nivel de destinos disminuye, manteniendo constante la demanda de asimilados. Esta situación se refleja en el paralelismo evidenciado en la caída del peso de las semillas cuando la relación F/D disminuye dentro de cada nivel de vainas. El análisis detallado de la dinámica de crecimiento de las semillas, que se presenta en el capítulo siguiente, permitirá echar luz sobre los mecanismos que pueden operar en este balance.

3.4.4 Respuestas del peso de las semillas según su ubicación en la planta

Cuando se analizó el comportamiento de todos los cultivares y los tratamientos sin defoliación o con defoliación del 33%, se encontró que el raleo de vainas produjo un incremento en el peso de las semillas ubicadas en las ramificaciones y que el mismo se

redujo a medida que se retrasó la aplicación del tratamiento, expresada como días desde R5, mientras que el efecto sobre el tallo principal fue menos evidente. Si bien existieron entre experimentos diferencias en las densidades logradas, lo que puede influir en el comportamiento de las ramificaciones (Herbert y Litchfield, 1982), es probable que existan diferentes grados de limitación por fuente en las diferentes posiciones de la planta.

La mayoría de los trabajos que estudiaron las respuestas del rendimiento y sus componentes a las alteraciones fuente/destino contemplaron los efectos a escala de planta entera y son pocos los trabajos que han determinado los efectos de las alteraciones fuente/destino sobre los componentes a nivel de posiciones nodales en el tallo principal y en las ramificaciones de la planta. Los trabajos de Mathew *et al.* (2000) y Liu *et al.* (2006) con enriquecimiento de luz en momentos de comienzo de floración e inicios de fijación de vainas (R3) sobre el surco central de sus parcelas, determinaron que el incremento del rendimiento se producía por un mayor aporte de las ramificaciones y que tanto el número de las semillas por vaina como el peso de las semillas era uniforme a lo largo de todos los nudos. En nuestro estudio, el peso de la semilla presentó una respuesta uniforme en todas las posiciones de la planta a los diferentes tratamientos en los experimentos 1 y 3, y en el experimento 2 se encontraron tanto para el incremento del nivel de defoliaciones como para el desvainado, respuestas diferentes entre cultivares para las diferentes posiciones de la planta. Tanto la porción apical como basal de la planta fueron las zonas donde se podría detectar más fácilmente una alteración de la relación F/D, resultando las más sensibles a cambios en la disponibilidad de asimilados. La mayor sensibilidad de las semillas ubicadas en estas posiciones de la planta podría estar asociada al momento en el cual empezaron el crecimiento rápido, que las puede enfrentar a condiciones de crecimiento diferentes,

pero también puede estar asociada con el menor número de semillas en estas posiciones con respecto a las ubicadas sobre la porción central de las plantas, Así como existen relaciones negativas y compensaciones entre el peso medio de la semilla y el número de semillas a nivel de planta entera o cultivo (MacAlister y Krober, 1958; Spaeth y Sinclair, 1984b) puede suponerse que también estas compensaciones se verifican a nivel de nudo o posición de la planta, de la misma manera que las variaciones en el número de semillas responden a fenómenos intra-nodales (Egli y Bruening, 2006). Esta especulación debería confirmarse mediante experimentos que logren manipular las relaciones fuente/destino a nivel de nudo o conjunto de nudos.

3.5 CONCLUSIONES

Los resultados de estos experimentos ponen en evidencia las fuertes vinculaciones entre el rendimiento de soja y la capacidad del cultivo en generar asimilados tardíamente en el ciclo. Un mismo nivel de defoliación tuvo resultados diferentes sobre la generación del rendimiento según la variedad considerada y el nivel de frutos establecidos. La utilización de estimadores de la fuente remanente (IAF y % RFAi) y de la relación F/D permitió una adecuada cuantificación de las mermas en rendimiento asociadas a defoliaciones tardías. Los cambios en el peso de los granos estuvieron fuertemente condicionados por el nivel de fuente remanente, siendo el nivel de destinos sólo importante bajo condiciones de nula o leve defoliación. La capacidad de respuesta a los cambios en la disponibilidad de fuente se manifestó tanto en las ramas como en diferentes sectores del tallo principal

CAPÍTULO 4

ALTERACIÓN DE LA RELACIÓN FUENTE/DESTINO Y SUS EFECTOS SOBRE LA TASA DE CRECIMIENTO, LA DURACIÓN DEL PERÍODO EFECTIVO DE LLENADO Y LAS RELACIONES HÍDRICAS DE LAS SEMILLAS

4.1 INTRODUCCIÓN

Las semillas son el destino principal de los fotoasimilados durante el crecimiento reproductivo en la soja y la acumulación de materia seca en las mismas es un componente importante del proceso de producción de rendimiento (Egli, 2006). Comprender los factores que afectan la actividad de las semillas, permite determinar cómo las reducciones de asimilados pueden afectar el proceso de generación del rendimiento ya sea a través de una disminución en el número como en peso de las semillas.

La dinámica de acumulación de materia seca en la semilla de soja sigue un patrón que consiste de una fase corta de crecimiento exponencial donde ocurre la división celular en el embrión sin acumulación significativa de materia seca (Egli et al., 1981), un período durante el cual se acumula la mayor parte del peso seco, en el que la tasa de crecimiento de las semillas es relativamente constante (Egli, 1975), y un período de disminución progresiva del ritmo de crecimiento hasta que la semilla alcanza el máximo peso en madurez fisiológica (Egli, 1975; Egli y Leggett, 1976; TeKrony et al., 1979). Por lo tanto, el peso final de la semilla es una función de la tasa de crecimiento de las semillas (TCS) y del tiempo entre el inicio del crecimiento hasta madurez fisiológica (duración del llenado de las semillas; DLL), estando ambas variables bajo control genético y regulación ambiental. Si bien tanto el peso de la semilla como la tasa de crecimiento de las semillas guardan una relación escasa con el rendimiento (Hartwig

y Edwards, 1970; Egli et al. 1985, 1989; Egli, 2006), éste ha sido positivamente asociado a la duración del llenado de las semillas (Gay, et al., 1980; Smith y Nelson, 1987; Pfeiffer et al., 1988, Egli, 1998, 2006). En varios cultivos (sorgo, arroz, avena, girasol, caupí, mijo, lenteja, habas, etc.) que presentan variabilidad genotípica en la duración del ciclo total, una mayor duración del período de crecimiento del cultivo se asoció con una mayor producción de biomasa, pero el rendimiento sólo se correlacionó con la duración del período reproductivo (Egli, 2011).

Las diferencias genéticas en la tasa de crecimiento de las semillas están relacionadas al número de células cotiledonares de la semilla en soja (Egli et al., 1981; Guldan y Brun, 1985; Munier-Jolain et al., 1998b) y arveja (Davies, 1975) al igual que en los cereales se relaciona con el número de células endospermáticas (Brocklehurst, 1977, Cochrane y Duffus, 1983; Reddy y Daynard, 1983; Jones et al., 1985). Sin embargo, aunque la tasa de crecimiento esté significativamente correlacionada con el tamaño de la semilla, sugiriendo un control de ésta sobre su propio ritmo de crecimiento, existen genotipos que exhiben un amplio rango de peso de semilla sin presentar diferencias entre sus tasas de crecimiento. Estas diferencias en el peso de las semillas están asociadas a la variabilidad en el tamaño de las células cotiledonares, como consecuencia de variaciones en la duración del llenado efectivo (Swank et al. 1987).

La tasa de crecimiento y la duración del llenado efectivo de las semillas son afectadas por factores ambientales: altas y bajas temperaturas (Egli y Wardlaw, 1980; Seedigh y Jolliff, 1984; Egli 1998), estrés hídrico (Westgate y Thomson Grant, 1989; Meckel *et al.*, 1984; Egli y Bruening, 2004), carencia de nitrógeno (Egli *et al.*, 1985) y alteraciones en la relación fuente/destino. Reducciones en la cantidad de asimilados durante el llenado de los granos disminuyen la tasa de crecimiento de las semillas, pero

la magnitud de la reducción es variable, de acuerdo al momento en el que ocurre la restricción e incluso dependiendo de la aproximación experimental. Así, en experimentos a campo e invernadero, Egli *et al.* (1985) colocaron redes sobre las plantas reduciendo un 60% la radiación fotosintéticamente activa incidente a inicios del llenado de las semillas, y solo en condiciones de campo determinaron una reducción de la tasa de crecimiento de las semillas del 26,7%. En otro estudio, Egli y Bruening (2001), redujeron hasta un 80% la radiación fotosintéticamente activa incidente y reportaron disminuciones en la tasa de crecimiento de las semillas que variaron entre 47,6 y 50%; sin embargo, Egli *et al.* (1989) en experimentos a campo y en invernáculos, utilizaron una defoliación de *ca.* 66% del área foliar cuando los frutos median 2 a 2,5 cm de largo (R4) y solo encontraron diferencias significativas en la tasa de crecimiento de las semillas en los experimentos realizados en invernáculos. Posteriormente, Board *et al.* (1994) analizaron el efecto de defoliaciones tardías (R6.3 y R6.6) en el período de llenado efectivo de las semillas, concluyeron que una defoliación total redujo la tasa de crecimiento de las semillas en *ca.* 29% cuando se hizo en R6.3 y un 24% cuando se hizo en R6.6. También existen experiencias (Munier-Jolain *et al.*, 1998a) durante el llenado de las semillas en donde la tasa de crecimiento de las semillas no se modificó cuando la defoliación redujo un 80% el peso seco de las hojas respecto al testigo.

Incrementos de la relación fuente/destino por desvainado (Egli *et al.*, 1985 y 1989) o por elevadas concentraciones de sacarosa en cultivo *in vitro* de cotiledones (Egli *et al.*, 1989) aumentaron la tasa de crecimiento de las semillas, sin embargo también se han encontrado ausencia de respuesta al aumento de asimilados en soja (Munier-Jolain *et al.*, 1998a; Egli y Bruening, 2001). Aquellas ocasiones en donde las condiciones ambientales durante la fijación y crecimiento de las vainas dan lugar a una reducción en el número de vainas y a vainas remanentes anormalmente más pequeñas,

serían un claro ejemplo de la imposibilidad de la semilla de responder a una situación donde los asimilados están disponibles pero existe una restricción física por el menor tamaño de las vainas (Egli, 1998). Los estudios con sistema de cultivo *in-vitro* de cotiledones determinaron que la tasa de crecimiento de las semillas exhibe una respuesta clásica de saturación al incremento de las concentraciones de sacarosa (Thompson *et al.*, 1984; Egli *et al.*, 1989). Sin embargo, Egli y Bruening (2001) determinaron que la concentración crítica de sacarosa (nivel de sacarosa con el cual se alcanza un 80% de la tasa máxima de crecimiento de las semillas) en los cotiledones variaba entre años y por lo tanto no era posible utilizar un único nivel crítico de sacarosa en todas las situaciones de cultivo. Por lo tanto es posible que la presencia o ausencia de respuesta al aumento del nivel de fuente por disminución del número de destinos (desvainado) sea dependiente del nivel inicial de sacarosa en los cotiledones de la semilla y de cuán cerca o lejos se encuentren de su nivel crítico. Sin embargo, se ha determinado que la concentración de sacarosa estaba cercana a su máximo cuando las semillas de soja (Egli y Bruening, 2001) y trigo (Jenner y Rathjen, 1977) alcanzaron la madurez fisiológica, lo cual sugeriría que la disponibilidad de asimilados no estaría limitando el momento de detención del crecimiento de la semilla y por ende la duración del llenado de las mismas.

En lo que respecta a la duración del llenado efectivo de las semillas, diversos estudios han reportado acortamientos (*i.e.* Board *et al.*, 1994, 1997; Munier-Jolain *et al.*, 1998a), e incluso alargamientos (Egli *et al.*, 1985) frente a disminuciones de la relación fuente/destino. Aparentemente existe un comportamiento diferencial según la reducción de la fuente sea causada por una menor radiación fotosintéticamente activa incidente (*i.e.* sombreo) o una menor captación de radiación por reducción de la superficie

fotosintetizante con el agregado de la pérdida de materia seca y nutrientes potencialmente removilizables (*i.e.* defoliaciones).

Con respecto a las defoliaciones, Board *et al.* (1997) concluyeron que en los estados fenológicos de R6.3 y R6.6 una defoliación total afectaría el tamaño de la semilla a través de la disminución de la tasa de crecimiento de las semillas y la duración del llenado de las semillas, mientras que una defoliación moderada (56 - 61% de reducción en el IAF) sólo afectaría la duración del período efectivo de llenado. Sin embargo, los efectos de las alteraciones fuente/destino durante el periodo de llenado efectivo de las semillas son menos claros (Egli, 2004).

Durante el período de llenado, el contenido de agua de la semilla se incrementa en paralelo con el peso seco, pero una vez que alcanza su máximo nivel comienza a declinar antes de que la semilla alcance la madurez fisiológica (Fraser *et al.*, 1982). La duración del llenado de la semilla está directamente relacionada al tiempo durante el cual se produzca una entrada neta de agua a la misma, permitiendo la expansión celular, y una menor entrada de agua mientras sigue acumulándose materia seca en la semilla, causa su disecación, disparándose la maduración (Egli, 1990). Por lo tanto, el contenido de agua de la semilla es un buen indicador del estado de avance del llenado y del estado de desarrollo de la semilla. Además, el peso del grano está positivamente correlacionado con el máximo volumen alcanzado en diversos cultivos: maíz (Kiniry *et al.*, 1990; Saini y Westgate, 2000), trigo (Millet y Pintus, 1984), arroz (Murata y Matsushima, 1975), sorgo (Gambín y Borrás, 2007), y soja (Swank *et al.*, 1987). En este sentido, como la expansión celular puede ser limitada físicamente por las cubiertas de la semilla o de estructuras del fruto (Murata y Matsushima, 1975; Scott *et al.*, 1983; Miceli *et al.*, 1995), las características del fruto o de la semilla jugarían un rol en disparar la terminación del crecimiento de la semilla (Egli, 2004).

La dinámica de las relaciones hídricas de los granos es afectada por cambios en la relación fuente/destino en soja (Egli, 2004) y otras especies (Borrás *et al.*, 2004; Gambín y Borrás, 2007; Sala *et al.*, 2007). En aquellas situaciones donde se provocaron aumentos de disponibilidad de asimilados a niveles de saturación durante el llenado de granos, la soja mostró una respuesta marcadamente diferente a la de otras especies. La semilla de soja adquiere su máximo volumen después de haber acumulado *ca.* 80% de su peso seco final, mientras que el trigo, el maíz o el girasol lo hacen rápidamente durante su desarrollo cuando el grano acumulo *ca.* 35% de su peso seco (Borrás *et al.*, 2004; Rondanini *et al.*, 2009). Aparentemente, la definición tardía del máximo contenido de agua en soja permite que sus semillas respondan a incrementos en la fuente ocurridos relativamente tarde en la fase de llenado. Aumentos de fuente ocurridos a mediados del llenado de las semillas produjeron aumentos del contenido máximo de agua en las semillas, en correspondencia con aumentos de su peso seco final (Egli *et al.*, 1985; Egli *et al.*, 1990). A su vez, demoraron el momento en el cual se alcanzó el máximo volumen de la semilla y aumentó la duración del llenado efectivo (Egli *et al.*, 1985, 1989).

De lo anterior surge que los efectos de las alteraciones fuente/destino sobre el crecimiento de las semillas de soja dependerán del momento (estado de desarrollo) y de la intensidad de las modificaciones (Egli y Bruening, 2001), y de cuánto aún puedan responder la tasa de crecimiento y la duración del llenado de las semillas al cambio en el nivel de asimilados, lo que a su vez variará con el estado de desarrollo de la semilla al producirse la alteración, la posición de las semillas en las plantas, el origen de la alteración de la fuente (reducción del área fotosintética y/o de la radiación fotosintéticamente activa interceptada) y el tamaño potencial de los destinos.

El objetivo del presente capítulo fue determinar los efectos de alteraciones en la relación fuente/destino producidas durante el período de llenado efectivo, sobre la tasa de crecimiento, la duración del período de llenado efectivo y las relaciones hídricas de las semillas en diferentes posiciones de la planta sobre cultivares de soja de similar rendimiento y diferente peso promedio de semillas.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Para caracterizar la dinámica del crecimiento de la semilla se muestrearon 15 vainas por parcela, con intervalos de 7 - 10 días, en dos posiciones de las plantas: (i) sector medio, recolectando semillas de las primeras vainas en desarrollo ubicadas en los nudos medios de la planta (entre el 6^{to} y 7^{mo} nudo del tallo contando desde el nudo cotiledonar, para Mireya 4,2 RR y DM 3700 RR; entre el 7^{mo} y 8^{vo} nudo para ACA 480 GR y A 4613 RG) y (ii) sector apical, muestreando semillas provenientes de vainas ubicadas en los nudos 4 y 5 contando en forma descendente a partir del último nudo visible. Los sucesivos muestreos se realizaron en plantas diferentes sobre las mismas posiciones nodales. Las vainas fueron colocadas en bolsas de plástico y se mantuvieron refrigeradas para evitar eventuales pérdidas de agua. En el laboratorio se extrajeron las semillas, se obtuvo peso fresco y fueron puestas a secar durante 72 horas en estufa forzada con aire a 60°C obteniéndose el peso seco.

Se determinó el contenido de humedad de la semilla (% Humedad) y el máximo contenido de agua (MCA) como:

$$\% \text{ Humedad} = \frac{[\text{Peso Fresco} - \text{Peso Seco}]}{\text{Peso Fresco}} * 100$$

$$\text{MCA} = \frac{[\text{Peso Fresco Máximo} - \text{Peso Seco}]}{\text{Peso Fresco Máximo}} * 100$$

La dinámica del crecimiento de semillas se describió mediante el ajuste de un modelo bilineal, para estimar la tasa de crecimiento y la duración del llenado efectivo de las semillas (Ecuaciones 1 y 2).

$$PSt = a + b*t \quad \text{si } t < c \quad (\text{ecuación 1})$$

$$PSt = b*c \quad \text{si } t > c \quad (\text{ecuación 2})$$

donde PSt es el peso de la semilla el día t, a es la ordenada al origen, b es un estimador de la tasa de crecimiento de las semillas (mg día^{-1}) y c es el momento de máximo peso, siendo un estimador de la madurez fisiológica. La duración del período efectivo de llenado se estimó como la diferencia entre c y el momento en que $PSt = 0$, de acuerdo a la ecuación 2. Se corroboró la concordancia de c con la madurez fisiológica, contrastando su valor con el obtenido a partir del seguimiento de los niveles de humedad de la semilla, ya que la madurez fisiológica se alcanza con un contenido de humedad del 55-60% (Egli, 1998). Este modelo bilineal fue ajustado a los datos de peso seco de las semillas usando una técnica de optimización de iteraciones con el programa Table Curve 2D 5.0 (AISN Software, 2000). Las diferencias en los parámetros b y c se contrastaron estadísticamente utilizando el Test de Fisher ($P < 0,05$) utilizando el programa Info-Gen Profesional Versión 2007p.

Para normalizar las diferencias entre genotipos y tratamientos en el desarrollo y en el peso final de las semillas, se procedió a transformar el peso seco de la semilla obtenido en cada uno de los muestreos en un porcentaje respecto al peso seco máximo alcanzado a madurez fisiológica. De manera similar se procedió con el contenido de agua de la semilla ($\text{mg H}_2\text{O semilla}^{-1}$) en donde a cada muestreo se lo relativizó al máximo contenido de agua alcanzado obteniéndose un porcentaje respecto del máximo contenido durante todo el llenado de las semillas.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Incidencia de las defoliaciones y del desvainado sobre la tasa de crecimiento y la duración efectiva del llenado de las semillas

Considerando todos los cultivares y experimentos, los tratamientos de 33% y 67% de defoliación produjeron una reducción de la tasa de crecimiento de las semillas de $3,2 \pm 1,4\%$ y $8,3 \pm 1,7\%$, respectivamente en los nudos medios de la planta, mientras que en los nudos apicales estas fueron de un $5,9 \pm 1,9\%$ y $9,6 \pm 1,2\%$, respectivamente. En el experimento 1 la defoliación total produjo una reducción del $29 \pm 1,6\%$ y $20 \pm 9,9\%$ en la tasa de crecimiento de las semillas en nudos medios y apicales respectivamente. En los tratamientos con desvainado, la reducción del área foliar produjo en ambas posiciones del tallo principal una significativa reducción de la tasa de crecimiento de las semillas, solo bajo un 67 y 100% de defoliación (Tablas 4.1, 4.2 y 4.3), mientras que bajo el 33% de defoliación sólo se redujo significativamente en los nudos apicales (Tabla 4.2).

El desvainado produjo incrementos significativos de la tasa de crecimiento de las semillas en nudos medios y apicales en los tratamientos testigo (Tablas 4.1, 4.2 y 4.3) excepto en Mireya 4,2 RR (nudos apicales en Tabla 4.1), y con 33% de defoliación (Tabla 4.2 y 4.3). Tanto bajo defoliaciones del 67% (Tablas 4.1, 4.2 y 4.3) como del 100% (Tablas 4.1 y 4.3), el desvainado no afectó la tasa de crecimiento de las semillas.

En términos generales, los tratamientos de defoliación redujeron el período efectivo del llenado de las semillas pero la magnitud del efecto varió con el cultivar y el nivel de defoliación (Tabla 4.1, 4.2 y 4.3). En los experimentos 1 y 2, bajo una defoliación de 33% se hallaron mayores reducciones en los nudos medios ($8,3 \pm 0,8\%$) que en los apicales ($2,2 \pm 1,2\%$). En tanto que con una defoliación de 67% la reducción fue similar en ambas posiciones, con un $8,6 \pm 1,1\%$ y $10,2 \pm 4\%$ en nudos medios y

apicales, respectivamente. Por el contrario, en el único experimento donde fue medida (experimento 1), la defoliación total redujo la duración del llenado efectivo (respecto a la medida en el tratamiento testigo) un $13 \pm 12,7\%$ en nudos medios y un $30 \pm 4,7\%$ en nudos apicales .

Tabla 4.1 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre la tasa de crecimiento y duración del llenado efectivo de las semillas en nudos medios y apicales para dos cultivares de soja. Experimento 1.

Cultivar	Tratamiento		Nudos Medios		Nudos Apicales	
	%defoliación	%desvainado	TCS	DLE	TCS	DLE
			(mg sem ⁻¹ d ⁻¹)	(d)	(mg sem ⁻¹ d ⁻¹)	(d)
Mreya 4,2RR	0	0	4,56 aA	40,5 aA	5,38 aA	33,1 aB
	33	0	4,24 bB	36,8 bA	5,12 abA	33,2 aB
	67	0	4,22 bA	33,9 cA	4,67 bcA	29,2 bB
	100	0	3,28 cB	31,2 cA	3,62 cA	24,6 cB
	0	40	4,64 aB	40,6 aA	5,53 aA	31,7 bB
	67	40	4,07 bA	39,0 abA	4,53 cA	32,5 aB
	100	40	3,24 cB	31,5 cA	3,72 cA	24,6 cB
ACA 480 GR	0	0	3,83 bB	33,9 bcA	5,06 bA	27,7 abB
	33	0	3,82 bB	33,7 abA	4,64 bcA	26,9 abB
	67	0	3,51 cB	32,1 bcA	4,58 cA	25,8 bB
	100	0	2,66 dB	31,6 dA	4,67 bcA	18,0 cB
	0	40	4,29 aB	35,8 aA	5,65 aA	27,8 aB
	67	40	3,81 bcB	32,7 bcA	5,04 bA	26,1 abB
	100	40	2,91 dB	30,8 dA	4,78 bcA	17,6 cB

- TCS: tasa de crecimiento de las semillas; DLE: duración del llenado efectivo de las semillas.
- Para cada cultivar las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos.
- Para cada cultivar y tratamiento las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre nudos medios y nudos apicales

Tabla 4.2 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre la tasa de crecimiento y duración del llenado efectivo de las semillas en nudos medios y apicales para dos cultivares de soja. Experimento 2.

Cultivar	Tratamiento		Nudos Medios		Nudos Apicales	
	% defoliación	% desvainado	TCS	DLLE	TCS	DLLE
			(mg sem ⁻¹ d ⁻¹)	(d)	(mg sem ⁻¹ d ⁻¹)	(d)
DM 3700 RR	0	0	3,71 bB	49,0 aA	4,61 bcA	38,8 abB
	33	0	3,46 bcB	45,0 bcA	4,14 dA	36,8 bB
	67	0	3,39 cB	41,4 dA	4,27 dA	36,0 bB
	0	40	4,18 aB	48,8 aA	5,21 aA	40,3 aB
	33	40	3,98 aB	47,9 abA	4,84 bA	39,1 abB
	67	40	3,63 bB	44,1 cdA	4,33 cdA	36,3 bB
A 4613 RG	0	0	3,37 bcB	50,0 aA	4,52 bcA	41,9 aB
	33	0	3,38 bcB	44,6 cA	4,44 bcA	41,5 aB
	67	0	2,91 dB	46,2 bcA	4,12 dA	38,4 bB
	0	40	3,63 aB	47,9 abA	4,93 aA	42,1 aB
	33	40	3,52 abB	47,6 abA	4,66 bA	43,3 aA
	67	40	3,28 cB	45,6 bcA	4,34 cdA	42,1 aB

- TCS: tasa de crecimiento de las semillas; DLLE: duración del llenado efectivo de las semillas.
- Para cada cultivar las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos.
- Para cada cultivar y tratamiento las letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre nudos medios y nudos apicales

Tabla 4.3 - Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre la tasa de crecimiento y duración del llenado efectivo de las semillas en nudos medios y apicales para dos cultivares de soja. Experimento 3.

Cultivar	Tratamiento		Nudos Medios	
	% defoliación	% desvainado	TCS	DLLE
			(mg sem ⁻¹ d ⁻¹)	(d)
ACA 480 GR	0	0	4,91 b	33,2 b
	33	0	4,64 c	31,3 bc
	67	0	4,86 b	26,2 d
	100	0	s/d	s/d
	0	40	5,09 a	35,5 a
	33	40	5,14 a	32,9 b
	67	40	4,76 bc	30,8 c
A 4613 RG	0	0	3,81 b	42,6 a
	33	0	3,75 b	39,4 b
	67	0	3,37 c	41,6 ab
	100	0	s/d	s/d
	0	40	4,13 a	44,2 a
	33	40	4,23 a	43,9 a
	67	40	3,68 bc	42,4 a

- TCS: tasa de crecimiento de las semillas; DLLE: duración del llenado efectivo de las semillas.
- s/d= sin datos medidos. En nudos apicales no se registraron datos.
- Para cada cultivar las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos.

En los nudos medios, la aplicación de un 33% de defoliación produjo en los cultivares con elevado tamaño medio de la semilla (Mireya 4,2 RR, DM 3700 RR y A 4613 RG en ambos experimentos) reducciones significativas de la duración efectiva del llenado de $8,3 \pm 0,8\%$. Cuando la defoliación se incrementó hasta un 67% del área foliar, la reducción en la duración del llenado efectivo fue del $10,2 \pm 4,4\%$ respecto al testigo y se hallaron diferencias significativas en todos los cultivares excepto en ACA 480 GR en el experimento 1 y A 4613 RG en el experimento 3. En los nudos apicales la reducción promedio fue del $8,5 \pm 1,1\%$ y sólo fue significativa en los cultivares Mireya 4,2 RR (11,8%) y A 4613 RG (8,3%) del experimento 3.

En el tratamiento sin defoliar el desvainado incrementó significativamente la duración del llenado efectivo sólo en el cultivar ACA 480 GR en ambos experimentos. En términos generales, el desvainado aplicado junto con defoliaciones parciales incrementó la duración del llenado efectivo sólo en 4 casos, *i.e.*: 33% de defoliación en los nudos medios del cultivar A 4613 RG; 67% de defoliación en Mireya 4,2 RR en ambas posiciones y 67% de defoliación en ACA 480 GR en experimento 3. El efecto de las defoliaciones parciales bajo el menor nivel de destinos fue menor que el observado en condiciones sin desvainado y solo se produjeron reducciones significativas en la duración del llenado efectivo de la semilla en 3 de 16 casos, *i.e.*: en el cultivar ACA 480 GR en el experimento 3 y en DM 3700 RR en ambas posiciones solo bajo un 67% de defoliación.

4.3.2 Relaciones entre el cambio relativo de la tasa de crecimiento, la duración relativa del llenado efectivo de las semillas y las relaciones fuente/destino.

De los párrafos anteriores surge que tanto la tasa como la duración del llenado mostraron sensibilidad a las alteraciones de las relaciones fuente/destino pero los efectos fueron de magnitudes variables y no siempre consistentes. Para sintetizar las variaciones de ambos parámetros a través de experimentos, que involucraron distintos cultivares y tratamientos, se relacionó la variación relativa de la tasa de crecimiento y la duración del llenado de las semillas con los cambios relativos en la relación fuente/destino. La relación F/D se estimó utilizando como fuente tanto al IAF remanente como %RFAi luego de la aplicación de tratamientos, y como destinos al número final de semillas para cada situación (ver Ecuaciones 4, 5 y 6, capítulo 3).

A medida que las relaciones fuente/destino se redujeron, con respecto a la establecida en los tratamientos testigo con desvainado, la tasa de crecimiento de las

semillas se redujo en las dos posiciones muestreadas (Figura 4.1). Dentro de cada nivel de número de vainas establecido (con y sin desvainado) las variaciones en la tasa relativa del crecimiento de las semillas ubicadas en los nudos medios estuvieron estrechamente asociadas con la reducción de la relación fuente/destino (Figuras 4.1 a). El mejor ajuste ($R^2 = 0,87$) se obtuvo al utilizar como variable independiente a la relación fuente/destino obtenida a partir del % de radiación fotosintéticamente activa interceptada por unidad de semilla, estimándose una disminución de alrededor de un 0,73% en la tasa de crecimiento de las semillas por cada reducción porcentual en la relación fuente/destino a partir de un 10,2% del cambio relativo en la intercepción de la RFA*semilla. A partir de una relación fuente/destino cercana (Figura 4.1 a) o levemente superior a la del testigo (Figura 4.1 b) la tasa de crecimiento de las semillas se maximizó.

En los nudos apicales la tasa relativa del crecimiento de las semillas se redujo *ca.* 0,5% por unidad de disminución en la relación fuente/destino a partir de una relación fuente/destino cercana a las obtenidas con los tratamientos testigo, utilizando el IAF como medida de la fuente (Figura 4.1 c). Cuando se utilizó el % RFAi como medida de la fuente en la relación fuente/destino, se ajustó otro modelo bilineal ($R^2 = 0,74$) que determinó un umbral similar al obtenido con el IAF y donde la tasa de crecimiento de las semillas se maximizó a partir de valores fuente/destino levemente superiores a los obtenidos con el tratamiento testigo (Figura 4.1 d).

Cuando se utilizó la relación F/D basada en el $\%RFAi * NG^{-1}$ se determinó una mayor reducción ($p < 0,064$) en la tasa de crecimiento de las semillas en nudos medios (Fig. 4,1 b) respecto de los nudos apicales (Fig. 4,1 d). Al utilizar la relación F/D basada en el $IAF * NG^{-1}$ no se encontraron diferencias ($p = 0,278$) entre las posiciones evaluadas en la reducción de la tasa de crecimiento de las mismas (Figuras 4.1 a y c).

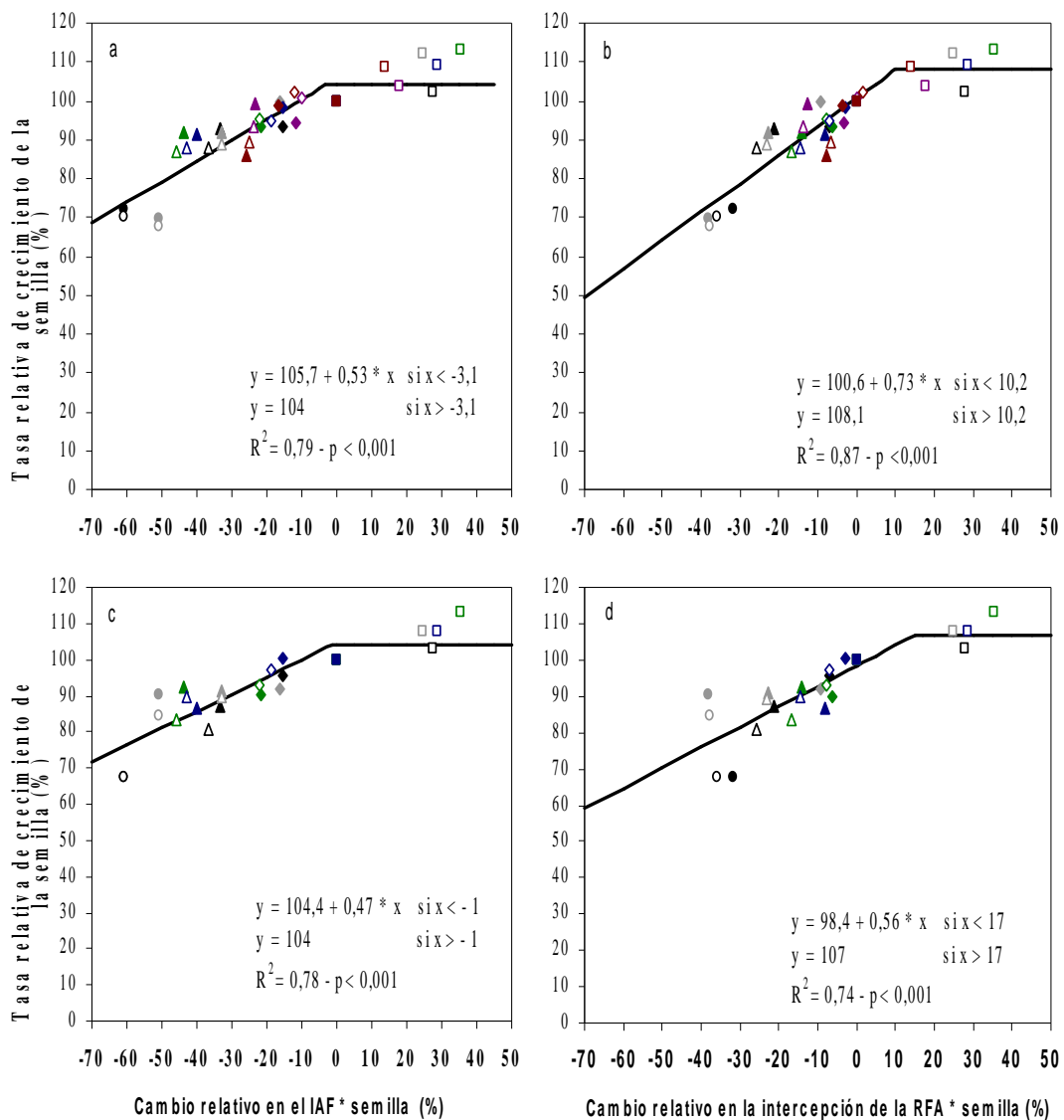


Figura 4.1 - Cambios relativos de la tasa de crecimiento de las semillas en función de la relación F/D estimada como el cambio relativo en el IAF por semilla en **(a)** nudos medios y **(c)** apicales y, estimada como el cambio relativo en la radiación fotosintéticamente activa interceptada por semilla en **(b)** nudos medios y **(d)** apicales. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

En cuanto a la duración del período de crecimiento efectivo, en los nudos medios de la planta la respuesta de la duración relativa del llenado efectivo de las semillas a cambios en la relación fuente/destino fue menos evidente tanto cuando se utilizó el IAF como estimador de la fuente como cuando se utilizó el porcentaje de radiación fotosintéticamente activa interceptada ($R^2 = 0,56$ y $0,47$, respectivamente, Figuras 4.2 a y b). En los nudos medios la duración relativa del llenado efectivo se redujo a razón de *ca.* 0,3% por cada porcentaje de reducción de la relación fuente / destino para relaciones F/D inferiores a las establecidas en el testigo con desvainado.

La duración relativa del llenado efectivo de las semillas en los nudos apicales tendió a maximizarse aún con relaciones fuente/destino muy inferiores a las del testigo, estableciéndose umbrales con relaciones fuente/destino negativas (iguales o menores a las obtenidas con los tratamientos de 33% de defoliación) a partir de los cuales la duración relativa del llenado efectivo de las semillas disminuiría alrededor de un 1% por cada punto de disminución de la relación fuente/destino (Figuras 4.2 c y d). Una vez alcanzada la relación F/D umbral, la reducción en la duración relativa del llenado de las semillas fue mayor ($p < 0,003$) en los nudos apicales (Figuras 4.2 c y d) respecto de los nudos medios (Figuras 4.2 a y b).

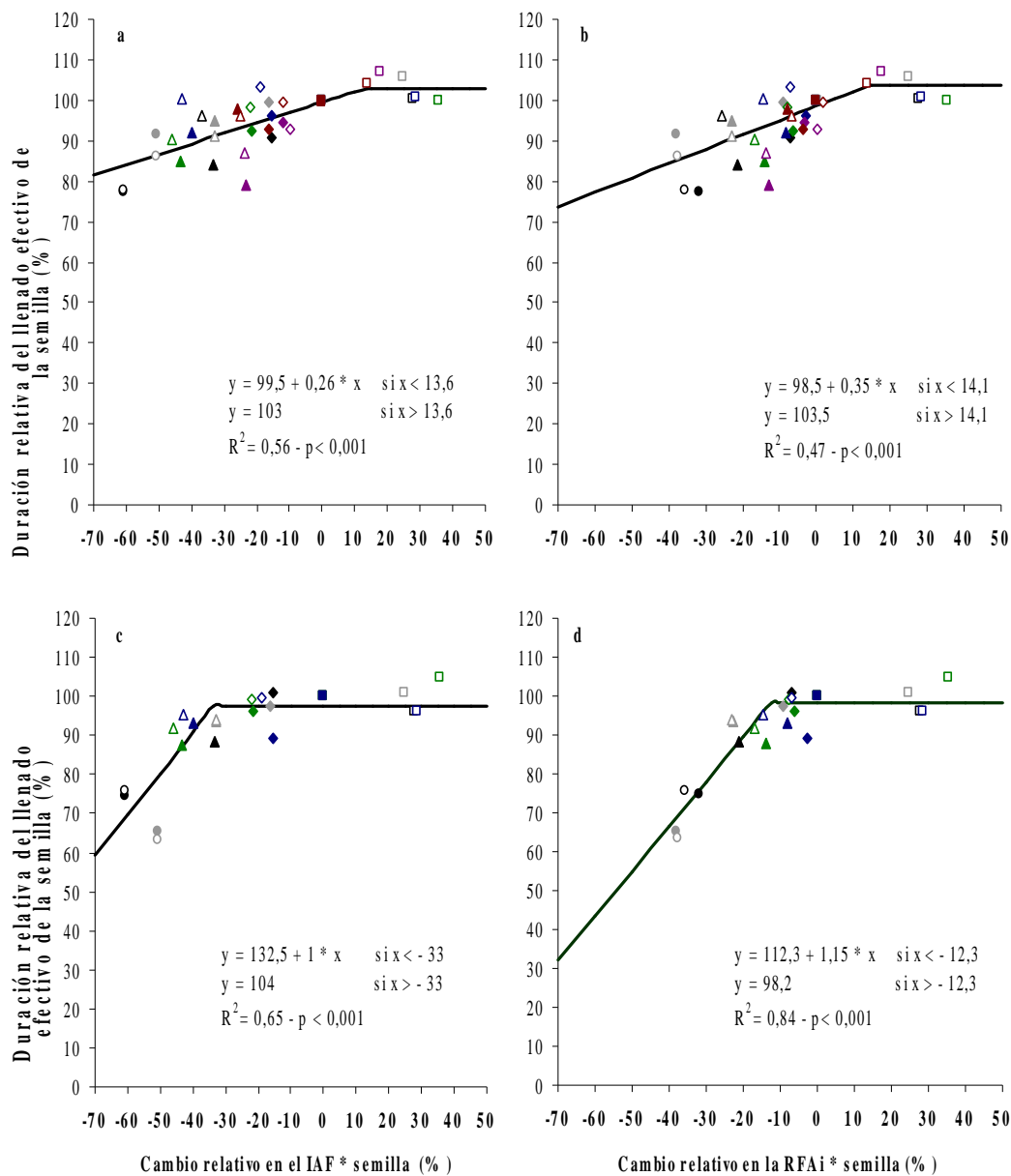


Figura 4.2 - Cambios relativos en la duración efectiva del llenado de las semillas en función de la relación F/ D estimada como el cambio relativo en el IAF por semilla en (a) nudos medios y (c) apicales, estimada como el cambio relativo en la radiación fotosintéticamente activa interceptada por semilla en (b) nudos medios y (d) apicales. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

4.3.3 Relaciones entre el peso, la tasa de crecimiento y la duración efectiva del llenado de las semillas

En términos generales el peso final de la semilla estuvo más asociado a la tasa de crecimiento de las semillas que a la duración del llenado efectivo, principalmente en los nudos medios de la planta, mientras que en los nudos apicales se observó que la variación en el peso final de las semillas estuvo asociado tanto a la variación en la extensión del período del llenado de las semillas como a la tasa de crecimiento (Tabla 4.4). Sin embargo, ACA 480 GR (experimento 1, nudos medios y experimento 3, nudos apicales) y Mireya 4,2 RR (experimento 1), presentaron una consistente relación entre el peso de la semilla y la duración del llenado efectivo de las mismas (Tabla 4.4). El cultivar ACA 480 GR en el experimento 1 presentó un comportamiento contrastante entre las diferentes posiciones nodales de la planta; el peso de la semilla estuvo fuertemente asociado a la tasa de crecimiento en los nudos medios pero en los nudos apicales existió una consistente asociación entre el peso final de la semilla y la duración efectiva del llenado. Un comportamiento singular tuvo el cultivar DM 3700 RR ya que el peso final de la semilla estuvo igualmente relacionado a cada uno de los parámetros de crecimiento. El cultivar A 4613 RG tuvo una mayor asociación entre el peso final de la semilla y la tasa de crecimiento de la misma en los nudos medios en los dos experimentos en los cuales fue evaluado.

Tabla 4.4 - Coeficientes de determinación (R^2) del peso final de la semilla y los parámetros de crecimiento de la semilla ubicada en los nudos medios y apicales.

Variedad	Exp.	Nudos Medios				Nudos Apicales			
		Tasa de crecimiento		Dur. del llenado		Tasa de crecimiento		Dur. del llenado	
		(mg * día ⁻¹)		(días)		(mg * día ⁻¹)		(días)	
Mireya 4,2 RR	1	0,91	***	0,79	***	0,86	***	0,78	***
ACA 480 RG		0,90	***	0,57	**	0,23	**	0,84	***
DM 3700 RR	2	0,54	***	0,57	NS	0,77	***	0,60	***
A 4613 RG		0,67	***	0,37	*	0,53	***	0,44	***
ACA 480 RG	3	0,44	**	0,70	***	s/d		s/d	
A 4613 RG		0,71	***	0,37	NS	s/d		s/d	

*** p < 0,0001; ** p < 0,001; * p < 0,01; NS no significativo. s/d: sin datos. La significancia se obtuvo para los coeficientes de correlación.

Más allá de la relación más estrecha que se produjo entre las variaciones en el peso y los cambios en la tasa de crecimiento de las semillas, la distribución de los diferentes tratamientos a lo largo del modelo de regresión (Figura 4.3) sugiere que la asociación entre el peso final y los parámetros de crecimiento de las semillas depende del nivel de fuente/destino establecido. Cuando las relaciones fuente/destino fueron altas el peso final de la semilla aumentó ante incrementos de la tasa de crecimiento de las semillas (cuadrante superior derecho de las figuras. 4.3 a y c), mientras que con relaciones fuente/destino bajas el peso final de la semilla disminuyó más que la tasa de crecimiento (cuadrante inferior izquierdo, figuras 4.3 a y c) porque también disminuyó la duración del llenado efectivo (Figuras 4.3 b y d).

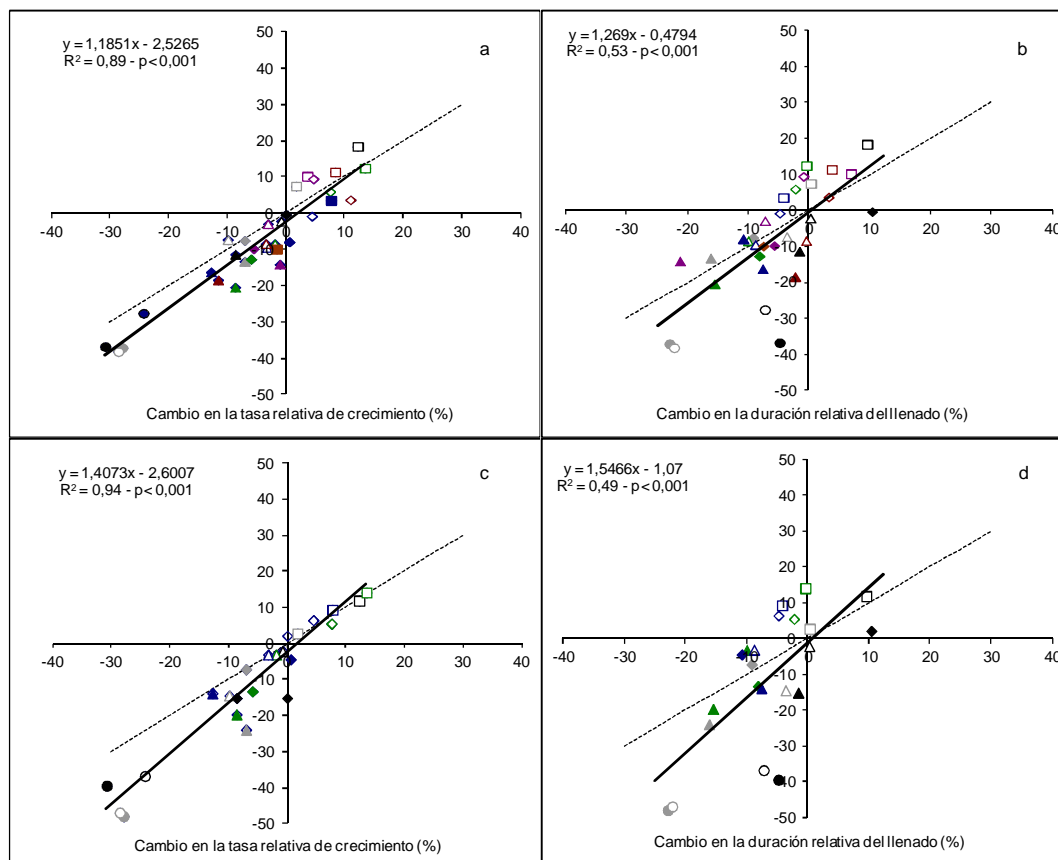


Figura 4.3 - Cambios relativos en el peso seco de la semilla y el cambio relativo en: la tasa de crecimiento de las semillas en **(a)** nudos medios y **(c)** apicales, y el cambio relativo en la duración del llenado efectivo en **(b)** nudos medios y **(d)** apicales. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos) en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris (Mireya 4,2 RR; negro y violeta: ACA 480 GR; verde: DM 3700 RR; azul y bordó: A 4613 RG. Línea punteada gris es la relación 1:1.

4.3.4 Cuantificación de los efectos de las defoliaciones sobre las relaciones hídricas de las semillas en los nudos medios de las plantas

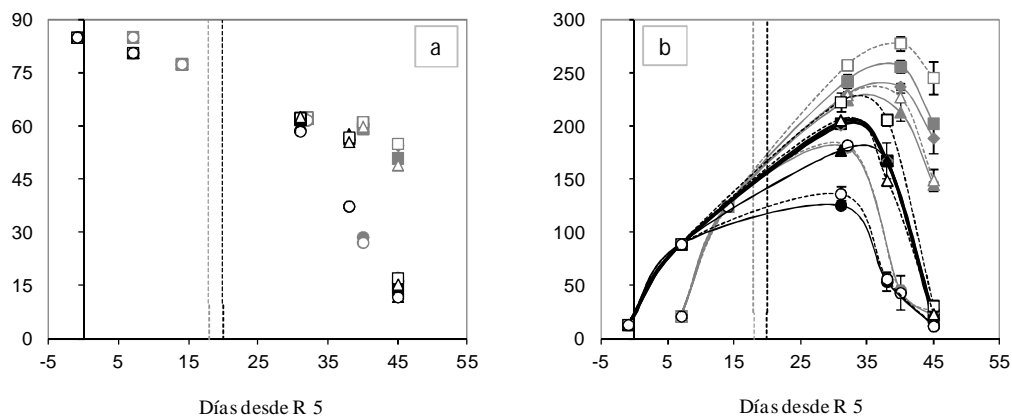
En términos generales, las defoliaciones no alteraron el patrón normal de desecamiento de las semillas (Figuras 4.4, 4.5 y 4.6 a) a excepción del tratamiento de defoliación total que generó una reducción de la humedad anticipada en ambos

cultivares en el experimento 1 (Figura 4.4 a). No se encontraron diferencias significativas en la concentración de humedad de la semilla entre los tratamientos de defoliación excepto para el tratamiento de defoliación total en el experimento 1. Tampoco se encontraron mayores concentraciones de humedad en los tratamientos defoliados y desvainados respecto a sus contrapartes solamente defoliadas, sin embargo siempre se midieron valores mayores en los primeros. La medición de la evolución del contenido de agua en la semilla permitió detectar las diferencias entre los máximos contenidos de agua alcanzados por cada uno de los tratamientos de defoliación en los diferentes niveles de frutos (Figuras 4.4, 4.5 y 4.6 b). En general en cada una de los niveles de defoliación el desvainado provocó un aumento del contenido de agua en la semilla.

Si bien las reducciones de IAF y de radiación fotosintéticamente activa interceptada fueron mayores en el tratamiento de 67% de defoliación, parecería que la remoción de frutos fue lo suficientemente intensa como para posibilitar que las semillas de las vainas remanentes alcanzasen un contenido de agua máximo ($219,3 \pm 3,4$ mg semilla⁻¹) equivalente ($p=0,56$ y $n=24$) al obtenido con una defoliación del 33% ($221,9 \pm 2,9$ mg semilla⁻¹).

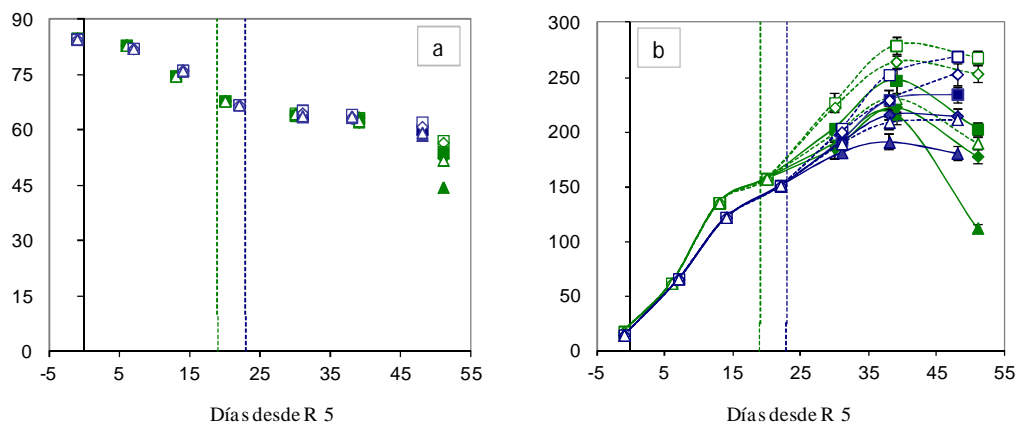
En el experimento 1, en el cultivar Mireya 4,2 RR todos los tratamientos alcanzaron su máximo contenido de agua alrededor del día 40 después de R5, excepto los tratamientos bajo defoliación total que lo hicieron a los 32 días después de R5. En el experimento 1 la defoliación total disminuyó el contenido hídrico de las semillas en ambos cultivares y en ninguno se superó el nivel de los 150 mg semilla⁻¹. En el otro extremo, el tratamiento testigo bajo desvainado mostró una rápida y significativa respuesta ante la variación en la relación fuente/destino; el aumento de asimilados

respecto del resto de los tratamientos incrementó el contenido de agua de la semilla alcanzando un valor máximo medido de $278,4 \text{ mg semilla}^{-1}$.



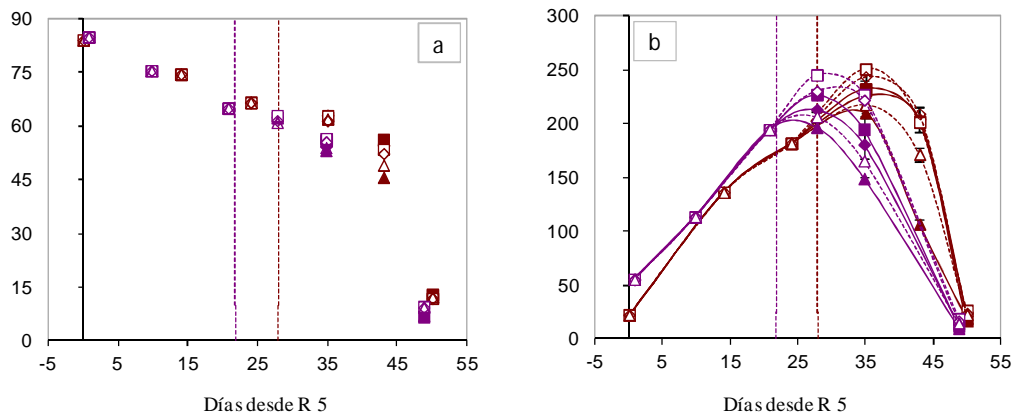
Figuras 4.4 - (a) Concentración de agua de la semilla y **(b)** contenido de agua de la semilla en función del tiempo desde inicio de llenado de las semillas (R5) en el experimento 1. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33% de defoliación; triángulo: 67% de defoliación y círculo: defoliación total; Símbolos llenos y líneas enteras: Tratamientos defoliados sin desvainado y Símbolos abiertos y líneas punteadas: defoliación + desvainado. Líneas verticales punteadas marcan el momento de aplicación de los tratamientos. Colores: Gris en Mireya 4,2 RR y negro en ACA 480 GR.

En el experimento 2 los cultivares DM 3700 RR y A 4613 RG, caracterizados *a priori* como de alto y mediano tamaño potencial de las semillas bajo condiciones de secano, alcanzaron tamaños similares de semilla. Esto se reflejó en el similar contenido máximo de agua que alcanzaron ambos cultivares (Figura 4.5 b)



Figuras 4.5 - (a) Concentración de agua de la semilla y **(b)** contenido de agua del la semilla en función del tiempo desde inicio de llenado de las semillas (R5) en el experimento 2. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33% de defoliación; triángulo: 67% de defoliación y círculo: defoliación total; Símbolos llenos y líneas enteras: Tratamientos defoliados sin desvainado y Símbolos abiertos y líneas punteadas: defoliación + desvainado. Líneas verticales punteadas marcan el momento de aplicación de los tratamientos. Colores: Verde en DM 3700 RR y Azul en A 4613 RG.

En el experimento 3, el cultivar ACA 480 GR alcanzó un mayor peso de la semilla respecto del experimento 1 y esto se correspondió con un mayor contenido de agua en la semilla ($245 \text{ mg semilla}^{-1}$ vs $223 \text{ mg semilla}^{-1}$). En cambio, A 4613 RG no alcanzó el tamaño de semilla que presentó en el experimento 2 ($186,5 \text{ mg semilla}^{-1}$; Tabla 3.3 en capítulo 3) dónde se midió *ca.* 270 mg de agua en la semilla, mientras que en el experimento 3 se mantuvo en valores de *ca.* $251 \text{ mg semilla}^{-1}$ de contenido hídrico y alcanzó los $174 \text{ mg semilla}^{-1}$ de peso seco (Tabla 3.4 en capítulo 3). Además el cultivar ACA 480 GR alcanzó el máximo contenido de agua antes que los cultivares Mireya 4,2 RR y A 4613 RG en los experimentos 1 y 3 respectivamente (Figuras 4.4 b y 4.6 b).



Figuras 4.6 - (a) Concentración de agua de la semilla y **(b)** contenido de agua del la semilla en función del tiempo desde inicio de llenado de las semillas (R5) en el experimento 3. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33% de defoliación; triángulo: 67% de defoliación y círculo: defoliación total Símbolos llenos y líneas enteras: Tratamientos defoliados sin desvainado y Símbolos abiertos y líneas punteadas: defoliación + desvainado. Líneas verticales punteadas marcan el momento de aplicación de los tratamientos. Colores: Violeta en ACA 480 GR y Bordó en A 4613 RG

Considerando todos los datos, el peso final de las semillas estuvo positivamente relacionado con el máximo contenido de agua seminal. Los cultivares Mireya 4,2 RR y DM 3700 RR con alto tamaño promedio de semilla lograron contenidos de agua que superaron los 250 mg semilla⁻¹ en los tratamientos testigo, mientras que el cultivar ACA 480 GR alcanzó los 200 mg semilla⁻¹ en el experimento 1 y no superó los 230 mg semilla⁻¹ en el experimento 3 (Figura 4.7). Los máximos contenidos de agua y peso de semillas correspondieron, dentro de cada variedad y experimento, a los testigos con desvainado, mientras que los mínimos contenidos de agua y peso de semillas correspondieron a los tratamientos de 100% de defoliación.

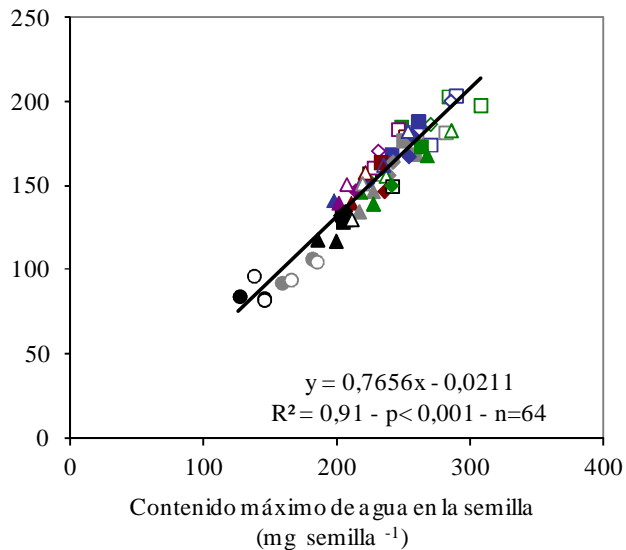


Figura 4.7 - Relación entre el peso seco y el contenido máximo de agua de la semilla. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33% de defoliación; triángulo: 67% de defoliación y círculo: defoliación total en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

Para cada variedad y experimento, se observó una correlación altamente significativa entre el peso seco final de la semilla y el contenido máximo de agua alcanzado durante el llenado de las mismas (Tabla 4.5). Lo mismo sucedió entre el máximo contenido de agua y la tasa de crecimiento de las semillas. Además, en Mireya 4,2 RR en el experimento 1 y en ACA 480 GR en el experimento 3, hubo una elevada correlación entre el máximo contenido de agua y la duración del llenado efectivo; en el resto de los cultivares las asociaciones entre el contenido máximo de agua y la duración del llenado efectivo no fueron estrechas y en dos casos no se encontró ninguna asociación (DM 3700 RR en el experimento 2 y A 4613 RG en el experimento 3, Tabla 4.5).

Tabla 4.5: Coeficientes de correlación entre el máximo contenido de agua de la semilla con el peso final, la tasa de crecimiento y la duración del llenado efectivo de las semillas en nudos medios en los 4 cultivares de soja evaluados.

Variedad	Experimento	Peso semilla (gramos * semilla ⁻¹)	Tasa de crecimiento (mg * día ⁻¹)	Dur. del llenado (días)
Mireya 4,2 RR	1	0,96 ***	0,93 ***	0,86 ***
ACA 480 RG	1	0,93 ***	0,95 ***	0,53 **
DM 3700 RR	2	0,73 ***	0,88 ***	0,28 NS
A 4613 RG	2	0,91 ***	0,83 ***	0,45 *
ACA 480 RG	3	0,86 ***	0,52 **	0,80 ***
A 4613 RG	3	0,82 ***	0,86 ***	0,31 NS

*** p < 0,0001; ** p < 0,01; * p = 0,03; NS= no significativo

El patrón de reducción de la concentración de humedad de la semilla a medida que avanzó el llenado de las semillas se ajustó a un modelo bilineal ($R^2 = 0,99$ y $n = 112$) en donde en una primera fase se determinó una mayor tasa ($0,44 \pm 0,01\%$) de reducción de la humedad hasta alcanzar un 67,1% que se correspondió con un $44 \pm 1,5\%$ del peso máximo de la semilla. A partir de este punto la tasa de desecación disminuyó a $0,12 \pm 0,1\%$ hasta alcanzar la madurez fisiológica (Figura b inserta dentro de la Figura 4.8). La aplicación de los tratamientos comenzó cuando las semillas habían alcanzado más del 42% de su peso final en los experimentos 1 y 2 y *ca.* 60% en el experimento 3, y durante el período restante de crecimiento la tasa de desecación resultó similar para todos los tratamientos (Figura 4.8 b). En términos generales las semillas alcanzaron madurez fisiológica (máximo peso de la semilla) con una concentración de humedad de *ca.* $56 \pm 0,29\%$ y no hubo efecto de los tratamientos de defoliación ni de desvainado.

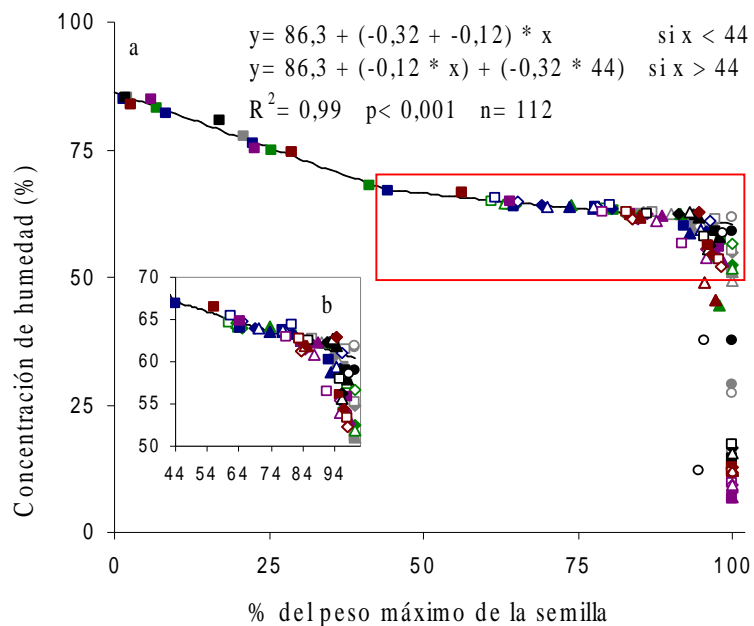


Figura 4.8 – (a) Relación entre la concentración de humedad de la semilla y el % del peso máximo de la semilla en los nudos medios de la planta. **(b)** – detalle del recuadro de la figura a. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33% de defoliación; triángulo: 67% de defoliación y círculo: defoliación total en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. La línea entera muestra el ajuste del tratamiento testigo.

En las semillas ubicadas en los nudos medios de la planta, el patrón temporal de variación del % del máximo contenido de agua seminal en función de la concentración de agua de la semilla (%) se ajustó a un polinomio de tercer orden ($y = a + bx + cx^2 + cx^3$; $R^2 = 0,97$, $p < 0,0001$ y $n = 112$). Sin embargo, el ajuste del modelo fue menor a medida que la semilla se acercó a su madurez fisiológica, subestimando los valores del % de máximo contenido de agua cuando la semilla disminuyó su tenor de humedad por debajo de 62,4% (residuos negativos en Figura 4.10), mientras que en el resto del rango de concentración de agua los residuos se distribuyeron de forma aleatoria (Figura 4.10). De acuerdo a este modelo, el máximo contenido de agua seminal se alcanzó cuando las

semillas contenían *ca.* 62,4 % de concentración de agua (Figura **b** inserta dentro de la Figura 4.9).

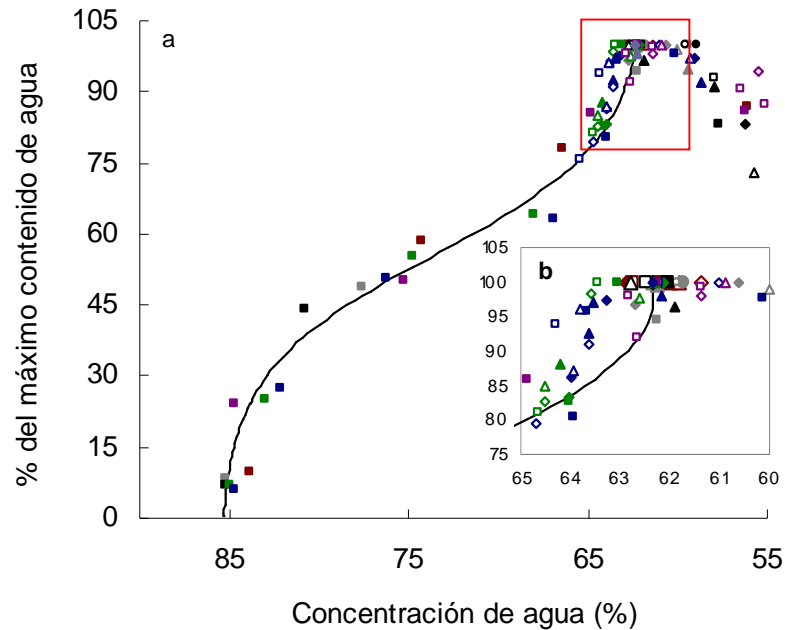


Figura 4.9 – (a) Relación entre el contenido de agua de la semilla relativo al máximo y la concentración de agua de la misma en los nudos medios de la planta. (b) – detalle del recuadro de la figura a. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33% de defoliación; triángulo: 67% de defoliación y círculo: defoliación total en combinación con (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

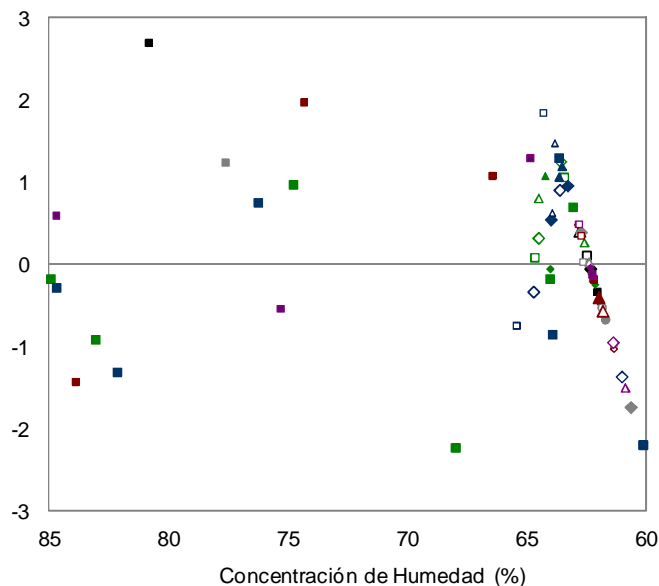


Figura 4.10 – Relación entre los residuos (observado – estimado) del modelo de ajuste entre el porcentaje del máximo contenido de agua alcanzado y la concentración de agua en la semilla.

4.4 DISCUSIÓN

Si bien es sabido que cuando se afecta la disponibilidad de asimilados por semilla se incrementan las oportunidades de afectar los parámetros de crecimiento de las mismas (Egli, 2006), los resultados reportados en este capítulo ponen en evidencia que, durante el llenado de las semillas, existiría una percepción dinámica de los niveles de asimilados disponibles y un ajuste del ritmo de acumulación de reservas a la fotosíntesis actual que se mantiene incluso hasta muy tarde durante la fase de llenado. En los experimentos realizados, a pesar de que las modificaciones de la relación fuente/destino se aplicaron cuando las semillas habían entrado en la fase lineal de llenado efectivo y habían acumulado una proporción elevada de su peso final, se registraron modificaciones en la tasa de crecimiento de las semillas y en sus relaciones hídricas. Más aún, las variaciones en el peso de las semillas como consecuencia de la aplicación

de tratamientos estuvieron más asociadas a cambios en la tasa de crecimiento de las semillas que a cambios en la duración. Esto contrasta con la percepción de que la tasa de llenado de las semillas es un parámetro mucho más estable que la duración frente a cambios ambientales (Egli, 1998). Cuando las limitaciones por fuente ocurren durante las fases iniciales del llenado, cuando aún el número de semillas no ha sido fijado, la tasa de crecimiento de las semillas que han comenzado a acumular activamente reservas tiende a mantenerse constante, manteniendo el balance de asimilados mediante la regulación del aborto de las nuevas flores y vainas que van apareciendo (Egli, 2010). Cuando el número de granos ha sido fijado, y disminuye la producción de asimilados, el balance no logra ser mantenido y el ritmo de crecimiento de las semillas cae. Se ha propuesto (Egli, 2010) que existe una secuencia de mecanismos que se disparan a medida que disminuye la relación fuente/destino: (i) aborto de flores y vainas jóvenes, (ii) aborto de vainas de máxima longitud, y (iii) reducción del crecimiento de las semillas. Los resultados del presente estudio sugieren que, en los tratamientos con defoliaciones más intensas el número de semillas se redujo por alguno de los dos primeros mecanismos mientras que las defoliaciones moderadas sólo afectaron el tercer mecanismo (ver Tablas 3.2, 3.3 y 3.4 en capítulo 3). Cuando, en sentido opuesto, aumentó la disponibilidad de fuente, las semillas fueron capaces de incrementar su tasa de crecimiento, produciéndose pocos cambios en la duración del llenado y aumentando el peso final de las semillas.

En general el menor nivel de defoliación produjo reducciones del área foliar que no ocasionaron disminuciones significativas de la tasa de crecimiento de las semillas en los nudos medios de la planta (excepto el cultivar ACA 480 GR en el experimento 3). En los nudos apicales solamente se presentaron reducciones significativas bajo el menor nivel de destinos, lo cual indicaría que la tasa de crecimiento de las semillas estuvo

limitada por fuente mayormente bajo estreses severos (67 y 100% de defoliación), como el generado por Board et al. (1994) con defoliaciones totales en R6.3. La reducción del peso de las semillas ante una defoliación total fue provocada tanto por la reducción de la tasa de crecimiento un 29,5% en nudos medios y un 25,7% en nudos apicales, como por la duración del llenado efectivo de las mismas con ca. 15% en nudos medios y 30,4% en nudos apicales. Las defoliaciones totales acortaron la duración del llenado de las semillas y se tradujeron en semillas de muy bajo peso. Board et al. (1997) aplicaron defoliaciones moderadas (33%) que generaron un nivel de interceptación de radiación del 92,1%, afectando mayormente la duración del llenado de las semillas. En nuestro estudio el tratamiento homólogo produjo un resultado similar solamente bajo el mayor nivel de destinos. El menor nivel de destinos la respuesta fue aleatoria e incluso en dos ocasiones (DM 3700 RR y A 4613 RG en nudos apicales del experimento 2) se presentó reducción de la tasa del crecimiento de las semillas y sólo en una ocasión se afectó la duración del llenado de las mismas (ACA 480 GR experimento 3). Estos resultados no coinciden con los obtenidos por Munier-Jolain y Ney, (1998b), quienes determinaron que la reducción del peso de la semilla era completamente debida al acortamiento del llenado de la semilla, donde la metodología e intensidad empleada para generar los tratamientos tanto de incremento de la fuente (lo obtuvieron dejando solo las vainas de los nudos 2do y 5to un 70% menos de vainas respecto al control) como de reducción de la fuente (la obtuvieron con una defoliación que consistió en dejar solamente la cuarta hoja del tallo principal, logrando una reducción del 80% respecto al testigo) sumado a una menor producción de semillas por planta (respecto a la medida en nuestros experimentos) posibilitasen el mantenimiento de la tasa de crecimiento en las semillas remanentes.

En términos generales, las variaciones en el peso seco de la semilla en los nudos medios de la planta ante las diferentes situaciones experimentales y de relaciones fuente/destino estuvieron altamente correlacionadas a las variaciones en la tasa de crecimiento aunque, en menor medida, también se asoció con cambios en la duración del llenado de las semillas. Estos resultados concuerdan con lo determinado por Egli et al. (1981) en soja y otros cultivos, quien evaluó un set de datos provenientes de ensayos de campo y laboratorio en condiciones controladas, y concluyó que para un genotipo dado las variaciones en el peso de la semilla bajo diferentes situaciones ambientales son principalmente debidas a variaciones en la tasa de crecimiento aún cuando cambie la duración del llenado. Sin embargo, en los nudos apicales de la planta se estableció que la variación en el peso final de las semillas estuvo asociada tanto a la variación en la duración del período del llenado como a la tasa de crecimiento de las semillas; más aún, las reducciones en esta última fueron de menor intensidad que las que se produjeron en los nudos medios. Los resultados de nuestro estudio evidencian la existencia de efectos genotípicos y, además, sugieren la existencia de efectos posicionales dentro del perfil de la planta en cuanto a las regulaciones de los parámetros que definen el crecimiento de la semilla. De manera similar, se han encontrado efectos posicionales y temporales que intervienen en la regulación del número de semillas, que están aparentemente relacionados con las mayores limitantes de fuente que experimentan los vainas de soja de desarrollo más tardío, ubicados por lo general en las posiciones apicales de las plantas (Egli y Bruening, 2006). Más allá de las relaciones F/D estimadas a nivel de cultivo en el momento de aplicación de los tratamientos, es esperable que la relación F/D disminuya a medida que progresa el ciclo y que en aquellas posiciones en las que ésta relación se vea más restringida se evidencien situaciones en las que, además de reducirse la tasa se acortará el tiempo de llenado, encontrándose casos donde el peso de

la semilla estará mayormente asociado con la duración del llenado efectivo que con la tasa de crecimiento de las mismas.

El desvainado en los tratamientos testigo provocó un aumento del peso de las semillas, al igual que lo observado por Andrade y Ferreiro (1996) quienes también midieron en semillas ubicadas en el tercio apical de las plantas un aumento de la tasa y duración del crecimiento cuando realizaron tratamientos de raleo de plantas (quedando un cuarto de la densidad original) al inicio del llenado de las semillas.

Egli et al (1989) encontraron que existe una concentración crítica del nivel de sacarosa en los cotiledones por debajo de la cual se deprime el ritmo de crecimiento de las semillas y, por encima de la cual, no existe respuesta por ser esta concentración saturante para el crecimiento de la semilla. Los resultados presentados en este capítulo sugerirían que fue posible registrar un incremento de la tasa de crecimiento de las semillas porque aún en la condición testigo, e incluso en algunas ocasiones, bajo una defoliación del 33%, la concentración del nivel de sacarosa en los cotiledones se habría encontrado por debajo del nivel de saturación de hidratos de carbono, por lo que el crecimiento de las semillas no se encontraría limitado por destinos. Sin embargo, en los tratamientos con 67 y 100% de defoliación, el desvainado no generó una respuesta de la tasa de crecimiento de las semillas e inclusive en ciertas situaciones existió una mayor reducción de la misma. Esto sugiere la existencia de una fuerte limitación por fuente y que bajo estos tratamientos no se lograría alcanzar una relación fuente/destino umbral a partir de la cual se maximizaría la tasa de crecimiento y por debajo de la cual cabría esperar una reducción de la misma.

La reducción de la fuente no siempre generó una reducción significativa en la duración del llenado de las semillas, y parecería que este efecto difiere según la intensidad de la alteración fuente/destino y la posición de la vaina sobre el tallo de la

planta. Los tratamientos con 67 y 100% de defoliación generaron reducciones mayores en la posición media del tallo de la planta. Además, el tipo de reducción de la fuente y su magnitud podrían influir en la respuesta. Por ejemplo, Andrade y Ferreiro (1996) no encontraron respuesta en la duración del llenado de las semillas ante un tratamiento con 45% de sombreo desde R5 hasta R7, mientras que Egli et al. (1985) midieron un incremento en la duración del llenado de las semillas con un 60% de reducción de la RFAi en el estado fenológico de R5.

El cultivar que presentó la menor duración del llenado de las semillas fue el que presentó el menor rendimiento, en nuestro estudio fue el cultivar ACA 480 GR en ambos experimentos. El comportamiento que presentó el cultivar ACA 480 GR ante el desvainado fue incrementar la duración del llenado de las semillas, y en términos generales fue el cultivar que mayor correlación presentó en el peso de la semilla con la duración del llenado. Kumudini et al. (2001), encontró que los cultivares modernos presentaban menores limitaciones por fuente que los antiguos, y estos últimos, a su vez, aumentan la duración del llenado de las semillas ante las relaciones fuente/destino provocadas por el desvainado. Esto sugiere que el mejoramiento puede reducir las limitaciones por fuente durante el llenado mediante la selección de mecanismos que permitan a las semillas modificar su tasa de crecimiento frente a cambios en la disponibilidad de asimilados, permitiendo un mejor ajuste a las condiciones de crecimiento durante el llenado.

Egli (2006) encontró que la respuesta de la tasa de crecimiento de las semillas a alteraciones de la relación fuente/destino dependían de si los tratamientos realmente alteraban la disponibilidad de asimilados por semilla, y en segundo término en la concentración de asimilados (sacarosa) en la semilla relativo al nivel necesario para saturar el crecimiento de la semilla. Y que de hecho, es posible que el ajuste del número

de semillas a la fotosíntesis y disponibilidad de asimilados tendería a mantener el nivel de sacarosa cercano o por encima del nivel de saturación, lo cual minimizaría cualquier efecto de variaciones en la oferta de asimilados. En esta tesis, si bien no se midió la disponibilidad de sacarosa en las semillas en crecimiento, la magnitud de los efectos sobre la tasa de crecimiento de las semillas y la duración del llenado de las mismas, varió según la relación fuente/destino establecida, la posición de las semillas en las plantas y los cultivares. Se conoce que la ubicación de la flor determina en parte cuando se desarrolla, y que aquellas flores que se hallan en los nudos apicales del tallo principal usualmente abren después de las que se ubican sobre los nudos inferiores (Egli y Bruening, 2006). La diferente sensibilidad en las semillas creciendo en diferentes posiciones de la planta, fue observada por Egli et al. (1987), quienes concluyeron que las variaciones en el peso de las semillas que crecen a partir de flores que abrieron en el estado fenológico de R4,5 y que se ubican en la porción apical de la planta estaba asociado tanto a variaciones en la tasa de crecimiento como en la duración del llenado, mientras que el peso de aquellas semillas que provenían de flores que abrieron entre los estados fenológicos de R1 y R3 estaba altamente correlacionado con la tasa de crecimiento. Por lo tanto, estos resultados sugieren que aquellas semillas que crecen en la parte apical de la planta y que naturalmente presentan una menor duración del llenado por florecer en forma más tardía que las ubicadas en nudos inferiores (Egli et al., 1987), no se encontrarían creciendo al nivel o por encima del nivel crítico de sacarosa, y el aumento de su peso provendría por un aumento del tamaño de las células cotiledonares, ya que su número fue fijado en etapas previas a la aplicación de los tratamientos.

La respuesta del peso de la semilla ante las alteraciones obtenidas con los tratamientos de defoliación y remoción de vainas se correlacionaron con las reducciones o incrementos observados en el máximo volumen de agua alcanzado por las semillas

ubicadas tanto en los nudos medios como en los apicales al igual que lo observado por Egli (1985 y 1990). También fueron evidentes las diferencias en el máximo volumen de agua alcanzado entre aquellos cultivares de elevado y bajo tamaño de las semillas, como en su momento determinó Swank et al. (1987). El máximo volumen de agua de la semilla se alcanzó durante la fase final del llenado cuando el porcentaje del peso máximo de la semilla es de ca. 85%, similar a lo determinado por Borrás et al. (2004). Esta consistencia en los patrones hídricos de las semillas de soja sugiere que se trata de una propiedad inherente a la especie de soja. Sin embargo, la tardía definición del máximo contenido de agua en la semilla le otorga una elevada capacidad de responder dinámicamente a aumentos y disminuciones en la provisión de asimilados y, no permite que esta variable pueda ser utilizada como un estimador temprano del máximo peso de la semilla como si pudo establecerse para el grano de maíz (Borrás y Westgate, 2006) y girasol (Rondanini et al., 2007).

El patrón de desecación de la humedad de la semilla fue idéntico para todos los tratamientos y cultivares evaluados en este estudio, al igual que determino Swank et al. (1987) cuando evaluó un elevado número de cultivares con diferentes tamaños y duración del llenado de las semillas. Además se encontró que la tasa de desecación era más intensa hasta alcanzar un valor de ca. 67% de humedad y a partir de allí se ralentizaba hasta alcanzar la madurez fisiológica de la semilla. Este patrón bi-fásico no había sido reportado previamente y sus determinantes y generalidad deben aun ser evaluadas.

4.5 CONCLUSIONES

En ambas posiciones del tallo principal las modificaciones en la disponibilidad por fuente mediante defoliaciones y desvainados provocaron principalmente una mayor

modificación de la tasa de crecimiento de las semillas respecto a la duración del llenado efectivo. El menor nivel de defoliación no causó reducciones de la tasa de crecimiento de las semillas en los nudos medios de la planta, excepto en una ocasión (ACA 480 GR, experimento 3), mientras que en los nudos apicales lo hizo sólo cuando se combinó con el desvainado. Estreses severos de 67 y 100% de defoliación redujeron la tasa de crecimiento de las semillas en los dos sectores de la planta estudiados y en los dos niveles de destinos evaluados. En los nudos medios, la variación en el peso final de la semilla estuvo más asociada a la tasa de crecimiento de las mismas, mientras que en los nudos apicales estuvo asociada tanto a los cambios en la extensión del período del llenado como a su tasa de crecimiento.

Aun en condiciones de suficiente disponibilidad hídrica, las relaciones fuente/destino que se establecen en los cultivos de soja no logran maximizar la tasa de crecimiento potencial de las semillas, y cualquier reducción en la disponibilidad de asimilados tenderá a limitar el ritmo de crecimiento. Más aún, las semillas que crecen en los nudos medios de la planta podrán maximizar la duración del llenado solamente bajo relaciones fuente/destino muy altas, mientras que aquellas que crecen en los nudos apicales son más insensibles a los cambios de la relación fuente/destino, y solamente bajo defoliaciones severas reducirían la duración del llenado.

Reducciones extremas en la relación fuente/destino, adelantaron en el tiempo el momento en el que las semillas alcanzan su máximo contenido de agua, reduciendo, consecuentemente, su tamaño final. En el otro extremo, el desvainado permitió un mayor ingreso de agua a la semilla y retrasó el momento en el cual se alcanzó el máximo contenido, permitiendo un aumento de la tasa de crecimiento con un menor efecto sobre la duración del llenado. No obstante, las relaciones hídricas de las semillas fueron similares entre tratamientos cuando, en lugar del tiempo calendario, se tomaron

como escalas de desarrollo el progreso de la concentración de agua de la semilla o el porcentaje del máximo tamaño de la semilla, demostrando la universalidad de dichas relaciones.

CAPÍTULO 5

CRECIMIENTO DEL CULTIVO Y REMOVILIZACIÓN

APARENTE DE RESERVAS

5.1 INTRODUCCIÓN

En los anteriores capítulos de este trabajo se ha descrito cómo la aplicación de distintos niveles de defoliación produjo diferentes respuestas tanto en la reducción del rendimiento como en el de sus componentes y que si bien se encontraron modelos funcionales que sintetizaron adecuadamente todos los cultivares y experimentos, persiste cierto grado de heterogeneidad en las respuestas encontrados. Asimismo, cuando se intensificó el nivel de detalle, al analizar los cambios en los componentes numéricos del rendimiento en diferentes sectores de la planta, o se estimaron los parámetros de crecimiento de las semillas, se encontraron diferentes comportamientos entre cultivares. En este capítulo se analiza si parte de las diferencias entre situaciones pueden estar relacionadas con una contribución diferencial de las reservas de las que disponen las plantas como una fuente adicional para el llenado de sus semillas.

Si bien en soja el crecimiento de las semillas se deprime cuando disminuye la fotosíntesis durante el período de llenado, es esperable que, como en otros cultivos, las reservas acumuladas en los órganos vegetativos puedan ser utilizadas para sostener el crecimiento de las mismas. El rol *buffer* de las reservas presentes en los tejidos

vegetativos para sostener el rendimiento frente a condiciones de estrés (*i.e.* agua, temperatura, nitrógeno, radiación, etc.) que reducen la fotosíntesis durante el llenado de granos, ha sido frecuentemente enfatizado en la literatura para diversos cultivos anuales. Por ejemplo, en trigo se determinó que las reservas post-antesis alojadas en el tallo y las vainas pueden contribuir en más de 20% al peso final del grano en este cultivo (Incoll *et al.*, 1989; Gebbing y Schnyder, 1999; Cruz-Aguado *et al.*, 2000), existiendo diferencias genotípicas en la contribución porcentual de las reservas de carbohidratos solubles para el rendimiento de grano, que tienden a incrementarse, en algunos genotipos, hasta un 65,4% bajo estrés hídrico (Ehdaiea, *et al.*, 2008). En girasol, se determinó una contribución del 15% y del 27% de fotoasimilados pre-antesis en el peso del grano bajo condiciones de riego o estrés hídrico, respectivamente (Hall *et al.*, 1990). En cebada, la contribución al rendimiento de los carbohidratos solubles se mantuvo alrededor del 35% aún luego de aplicar tratamientos de sombreado en diferentes momentos (Grashoff y d'Antuono, 1997). Tanto en sorgo (Blum *et al.* 1994) como en arroz (Yoshida, 1972; Murata y Matsushima, 1975) se ha determinado variabilidad genotípica en la contribución de las reservas de carbohidratos solubles almacenadas en el tallo para sostener el llenado de los granos que resultan relevantes para maximizar los rendimientos de grano. En maíz, la removilización de reservas desde hojas y tallos fue del 30% para un tratamiento con un 30 - 35% de defoliación (Rajcan y Tollenaar, 1999).

En soja la dinámica de acumulación de almidón en hojas, tallos y frutos durante el período reproductivo permite evidenciar los cambios en los niveles de reservas que contribuyen al crecimiento de los granos (Dunphy y Hanway, 1976). Utilizando C^{13} para determinar el origen del carbono presente en la semilla de soja a cosecha, se determinó que el 77% del carbono final de la semilla llegó de la transferencia directa de la fotosíntesis de las hojas, mientras que el 23% restante provenía de la removilización

de reservas de carbono, principalmente provenientes de las láminas de hojas, tallos y pecíolos (Yamagata *et al.*, 1987)

De la misma manera que ocurre con los fotoasimilados, las reservas que se removilizan durante el llenado aportan nitrógeno que contribuye a la proteína de las semillas. El contenido medio de proteínas de la mayoría de los granos es de 20-25%, mientras que en la soja este valor llega a alrededor de 40% (Liu, 1999). Está ampliamente documentado que entre el 50-100% del N de las semillas es removilización desde las hojas (Egli *et al.*, 1983; Chaplin *et al.*, 1990; Turner *et al.*, 2005). En tanto que Egli y Bruening (2007b), determinaron que en los genotipos con alta concentración de N en semilla los incrementos en el contenido de nitrógeno en la semilla estaban principalmente relacionados con el nitrógeno adquirido durante el llenado de las semillas más que con la removilización de reservas nitrogenadas desde los tejidos vegetativos. Salvagiotti *et al.* (2009), determinaron *ca.* 27% de removilización aparente de reservas de los tejidos vegetativos hacia las semillas y carpelos, cuando la nutrición nitrogenada del cultivo estuvo basada en fijación biológica, por inoculación de *Bradyrhizobium japonicum*, o al realizar previo a la siembra fertilizaciones profundas con nitrógeno de liberación lenta o cuando utilizaron nitrato de amonio al inicio del llenado de las semillas. Sin embargo, en este mismo estudio las fertilizaciones tempranas de nitrógeno o situaciones con fijación biológica del nitrógeno deficiente, promueven la removilización de reservas nitrogenadas desde los tejidos vegetativos, incrementando la removilización hasta un 34%.

El rol de las hojas como órganos transitorios de reserva de compuestos carbonados y nitrogenados ha sido corroborado mediante estudios anatómicos y bioquímicos. En un estudio con desvainado, Franceschi *et al.* (1983) observaron que dos polipéptidos glicosilados se acumulaban en las vacuolas del tejido del mesófilo

paravencial, por lo cual determinaron el rol único de este tejido en el transporte y compartimentalización de las reservas nitrogenadas en relación al llenado de las semillas. Miceli *et al.* (2000) también encontraron aumentos de la actividad de las aminopeptidasas y generación de otras proteínas, lo cual era un efecto consistente con la acumulación de proteínas de almacenamiento vegetativo en la soja y otras legumbres después de la reducción moderada o severa de la relación fuente/destino.

En ausencia de estrés, durante la última parte del llenado de semillas las concentraciones de almidón en hoja pueden caer de 16 a 8%, indicando que las reservas son removilizadas para sostener su llenado (Egli *et al.*, 1980). Westgate *et al.* (1989) en experimentos en invernadero midieron un mayor nivel de removilización bajo un severo estrés hídrico que inhibió la fotosíntesis durante el llenado efectivo de semillas, y donde los carbohidratos solubles totales provenientes de las hojas fueron rápidamente removilizados, mientras que los alojados en el tallo lo hicieron lentamente. El porcentaje de removilización de los carbohidratos extractables en hoja fue de *ca.* 30%. Los carpelos mostraban una acumulación temprana de carbohidratos extractables totales pero eventualmente fueron movilizados luego de que se produjera la caída de los mismos en hojas y tallos.

No obstante, se ha estimado que los tallos y pecíolos de la soja son menos eficientes que las hojas en removilizar los carbohidratos hacia las semillas en desarrollo, proveyendo solamente una limitada capacidad *buffer* ante una reducción de la capacidad asimilatoria de la planta durante el llenado de los granos (Allen *et al.*, 1988). En la soja la disminución del contenido de carbohidratos solubles en los tallos ocurre en etapas avanzadas del llenado de los granos, mientras en otros cultivos como el maíz y el girasol esto sucede a inicios del llenado rápido de las semillas (Andrade y Ferreiro, 1996).

De lo anterior surge que la fuerte dependencia del crecimiento de las semillas de soja de la producción de asimilados y captura de nitrógeno tardías, por lo que es claro que la pérdida de área foliar reducirá el crecimiento durante el llenado, al reducir la fotosíntesis y el contenido de nitrógeno de la planta. Pero, siendo las hojas (incluidos los pecíolos) y los tallos órganos capaces de acumular y removilizar las reservas durante el llenado de los granos, es posible que frente a defoliaciones se incremente la removilización permitiendo contrarrestar los efectos de defoliaciones tardías, al menos parcialmente.

En el presente capítulo se evaluó la contribución de la removilización aparente de reservas sobre el crecimiento del cultivo durante el período post-tratamiento y su aporte al llenado de las semillas frente a cambios en la relación fuente/destino, a partir de R6. Debido a que la calidad de la biomasa acumulada en semillas puede variar de acuerdo a su composición química de la semilla, también se estudiaron las concentraciones y contenidos de aceite y proteína, analizando la posible relación entre la composición y los cambios en la relación fuente/destino.

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Para estimar la materia seca removilizada a las semillas desde las estructuras vegetativas (R%) y calcular la equivalencia de estas reservas en el peso final de los granos (PSR%), se tomaron muestras de 1 m² de cultivo en los estadios R6 y R8 en los tratamientos Testigo, 33, 67 y 100% de defoliación en el experimento 1 y en los tratamientos Testigo, 33 y 67% en los experimentos 2 y 3. En el experimento 3 se estimó, además, la disminución (%) del peso del tallo entre R6 y R8.

En cada muestreo se separaron tallos + pecíolos de la hoja, folíolos de la hoja, carpelos y semillas y se recogieron periódicamente los folíolos y pecíolos de hojas

senescentes. Para esto último, con anterioridad a la aplicación de los tratamientos de defoliación y remoción de vainas se colocaron entre los dos surcos centrales de cada parcela cajones de madera (1 m largo * 0,65 m de ancho* 0,07 m de alto) con una malla tejida de polipropileno en su base, recolectando las hojas y pecíolos secos que se desprendieron de las plantas a lo largo del llenado de las semillas.

La removilización aparente de reservas se obtuvo a través de la medición de la disminución relativa del peso de los órganos vegetativos (tallos y hojas), entre inicios del tamaño máximo de la semilla (*ca.* R6) y madurez de cosecha de las semillas (R8). Si bien esta aproximación es imperfecta, al no considerar pérdidas de peso por respiración, se asumió que permitiría la comparación entre tratamientos, cultivares y experimentos.

Se estimó el porcentaje de materia seca removilizada a las semillas desde las estructuras vegetativas (R%) como:

$$R\% = 100 [MS_{TV R6} - MS_{TV R8}] / MS_{TV R6} \quad (\text{ecuación 1})$$

donde $MS_{TV R6}$ ($g m^{-2}$) corresponde a la biomasa en órganos vegetativos entre 5 a 7 días luego de la aplicación de los tratamientos y $MS_{TV R8}$ ($g m^{-2}$) corresponde la biomasa en órganos vegetativos (tallos, folíolos y pecíolos caídos desde R6) en madurez de cosecha.

Se estimó a su vez, la equivalencia de estas reservas en el peso final de los granos como:

$$PSR\% = 100 [MS_{EqGlu R6} - MS_{EqGlu R8}] / [PS_{EqGlu} * NG] \quad (\text{ecuación 2})$$

donde se asume que PSR% es un estimador de la contribución de las reservas al peso final de las semillas y MS_{EqGlu} y PS_{EqGlu} son la materia seca vegetativa y el peso seco

promedio de las semillas ambos transformados en Equivalentes Glucosa (Penning De Vries. *et al.*,1974) y NG el número de semillas a cosecha.

Para determinar MS_{EqGlu} se determinó primero la concentración de proteínas y aceite de la semilla en base seca en el Laboratorio de Calidad de Cereales y Oleaginosas de la EEA Marcos Juárez del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, utilizando el Equipo de Tecnología NIT, INFRATEC 1241 - Grain Analyzer (FOSS TECATOR, según Norma AACC 39-21) mientras que el contenido de minerales se obtuvo de Kantolic *et al.* (2003, pp.193). Posteriormente se obtuvo por diferencia la concentración de residuos (carbohidratos y otros componentes). Se obtuvo el contenido de los distintos componentes químicos de la semilla a partir de la siguiente ecuación:

$$\text{Contenido (mg sem}^{-1}\text{)} = \frac{\text{Peso seco de semilla (mg)} * \text{Concentración}}{100}$$

100

Para determinar MS_{EqGlu} se utilizaron los valores obtenidos por Andrade (1995).

Los datos se analizaron según análisis de la varianza y los promedios se compararon con test LSD. Se utilizó el software estadístico Info - Stat, U.N.C. No se realizaron muestreos de biomasa en R6 y, por lo tanto, estimaciones de R% y PSR% en los tratamientos con defoliación + desvainado.

Además, se analizó con detalle en todos los tratamientos evaluados la contribución de los carpelos al llenado de las semillas, a través de la pérdida de peso de los mismos. Para esto se utilizaron los carpelos provenientes de las muestras de vainas utilizadas para caracterizar la dinámica del crecimiento de las semillas (ver materiales y métodos en capítulo 4), provenientes del sector medio (entre el 6^{to} y 7^{mo} nudo del tallo contando desde el nudo cotiledonar, para Mireya 4,2 RR y DM 3700 RR; entre el 7^{mo} y 8^{vo} nudo para ACA 480 GR y A 4613 RG). En el laboratorio se extrajeron los carpelos, se obtuvo

peso fresco y fueron puestos a secar durante 72 horas en estufa forzada con aire a 60°C obteniéndose el peso seco.

En todos los cultivares y tratamientos se caracterizaron las variaciones de los componentes químicos de la semilla frente a cambios en la relación fuente/destino (IAF NG^{-1}); para cuantificar estos cambios se ajustaron modelos lineales o bi-lineales utilizando el programa Table Curve 2D 5.0 (AISN Software, 2000). Estos modelos permiten la estimación de la tasa de reducción del el contenido (mg sem^{-1}) de cada uno de los componentes a medida que se reduce la relación F/D y determinar el nivel de F/D donde se maximiza la respuesta.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Evolución de la biomasa

La producción de biomasa aérea en los tratamientos testigo sin desvainar en el estado fenológico de R6, fue mayor en los cultivares de ciclo más largo en los experimentos 1 y 2. ACA 480 GR presentó una biomasa seca total de 1109 gr m^{-2} significativamente ($p= 0,004$) mayor que los 843 gr m^{-2} producidos por Mireya 4,2 RR,, mientras que A 4613 RG produjo 874 gr m^{-2} significativamente ($p=0,01$) mayor a los 841 gr m^{-2} de DM 3700 RR. En el experimento 3, como era de esperar al tratarse de dos cultivares de similar ciclo, no se hallaron diferencias ($p= 0,408$) en la producción de biomasa entre ACA 480 GR (982 gr m^{-2}) y A 4613 RG (997 gr m^{-2}). Al aplicar los tratamientos de defoliación (estado fenológico de R6) tanto la biomasa aérea total como la de biomasa vegetativa + carpelos, se redujeron significativamente. En términos generales a madurez de cosecha (R8) se presentaron las mayores y significativas ($p< 0,01$) diferencias en materia seca vegetativa + carpelos en los tratamiento de 67 y 100% de defoliación, excepto en el experimento 3 en el tratamiento de 67% de defoliación del

cultivar ACA 480 GR, el cual no presentó diferencias ($p=0,07$) con respecto al tratamiento testigo. Mientras que el menor nivel de defoliación sólo lo redujo significativamente en los cultivares Mireya 4,2 RR ($p=0,01$ y $10,4 \pm 3,2\%$), DM 3700 RR ($p=0,08$ y $13,3 \pm 4,8\%$) y en A 4613 RG ($p= 0,02$ y $8,2 \pm 3,1\%$). Solamente el tratamiento testigo presentó un leve incremento entre los estados fenológicos de R5 y R6 (Figura 5.1 a-f).

En el experimento 1, el cultivar Mireya 4,2 RR no presentó diferencias en la materia seca vegetativa + carpelos en R6 entre los tratamientos de 33 y 67% de defoliación (Figura 5.1 a). Sin embargo y a pesar del corto período de tiempo que transcurrió entre la defoliación y el estado fenológico de R6 (9 días), se presentaron disminuciones en el rendimiento (biomasa de las semillas) en los tratamientos con 67 y 100% de defoliación. Esta reducción en el rendimiento estuvo asociada tanto a la reducción en el número de granos por aborto de vainas como a la disminución en el crecimiento de las semillas traducida en un menor peso de las mismas (ver Tabla 3.2 en capítulo 3). Las diferencias observadas en R6 se incrementaron hacia la madurez fisiológica del cultivo en ambos cultivares, donde el efecto de la defoliación total sobre el crecimiento de las semillas fue muy marcado (Figuras 5.1 a y b).

El cultivar ACA 480 GR presentó a cosecha una disminución de la biomasa aérea total (Figura 5.1 b), esto se debió al vuelco que presentó 15 días después de la aplicación de los tratamientos provocado por una tormenta y que afectó el último cuarto del llenado de granos. El vuelco fue mayor en los tratamientos testigo y con 33% de defoliación respecto a los de 67 y 100%, en los cuales las plantas presentaron menor grado de inclinación. Las plantas fueron rápidamente enderezadas con hilo plástico de alta resistencia, sin embargo el desarreglo de las hojas sumado a la pérdida de hojas del estrato medio de la planta que entraron en contacto con el suelo provocó la pérdida de

materia seca (Figura 5.1 b). Ball *et al.* (2000) encontraron reducciones del rendimiento del 14% por vuelco con altas densidades de plantas utilizando cultivares del GM IV.

En el experimento 2 los tratamientos de defoliación generaron en el estado fenológico de R6 mayores reducciones en la biomasa total y vegetativa en el cultivar DM 3700 RR respecto de A 4613 RG, y esto se tradujo en una mayor reducción de su rendimiento en semillas. En A 4613 RG a una semana de la aplicación de la defoliación y cuando el cultivo estaba en el estado fenológico de R6, el tratamiento de 33% de defoliación no redujo el rendimiento y presentaba una mayor producción de semillas (Figura. 5.1 d), esto se pudo corroborar con dinámica del crecimiento de las semillas, tanto en los nudos medios como en los apicales. El peso de las semillas provenientes del tratamiento con 33% de defoliación se mantuvo en valores similares al testigo por *ca.* 9 días y posteriormente se redujo sobre la parte final del llenado. En DM 3700 RR la reducción de la materia seca vegetativa + carpelos entre R6 y R8 fue similar bajo los distintos tratamientos de defoliación. En A 4613 RG se observó un patrón similar a DM 3700 RR, excepto en el tratamiento de 33% de defoliación donde se aprecia en R8 una mayor reducción de la materia seca vegetativa + carpelos (Figura 5.1 d). En el experimento 3, una semana después de la aplicación de los tratamientos no se observaron cambios significativos en el peso de las semillas excepto en el tratamiento de 33% de defoliación en A 4613 RG, que presentó un mayor peso de semillas (Figura 5.1 f). En ACA 480 GR y en A 4613 RG no se encontraron diferencias significativas en el rendimiento respecto al testigo sin desfoliar cuando se produjo una reducción del 33% de su área foliar (ver Tabla 3.4 en capítulo 3).

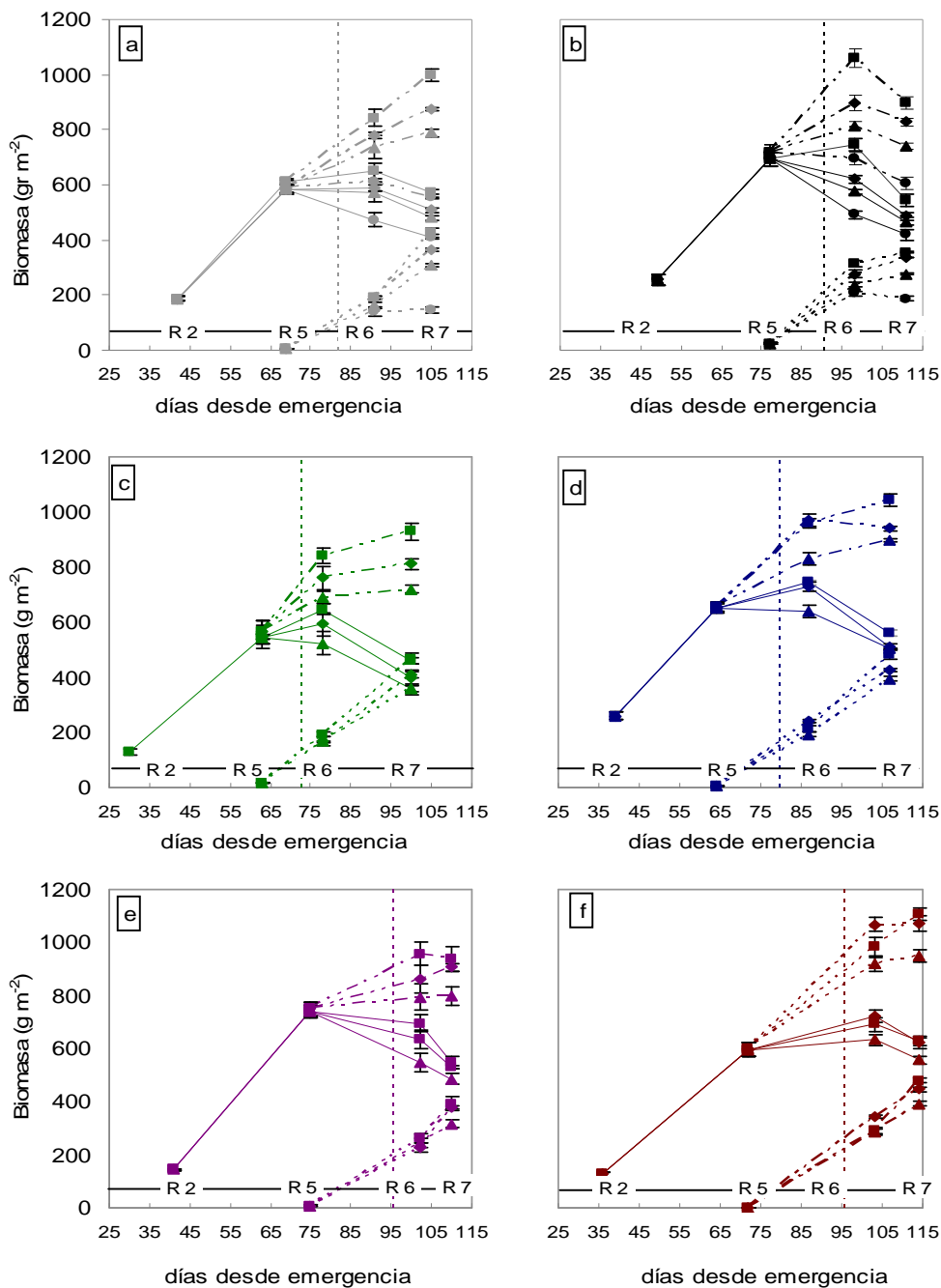


Figura 5.1 - Evolución de la biomasa en distintos estados reproductivos en: Experimento 1: (a) Mireya 4,2 RR, (b) ACA 480 GR; en experimento 2; (c) DM 3700 RR, (d) A 4613 RG y en experimento 3: (e) ACA 480 GR, (f) A 4613 RR. Línea de barras y puntos (---): biomasa total aérea; línea punteada (---) peso de semillas y línea entera (—): materia seca vegetativa + carpelos. Tratamientos: sin defoliación (cuadrados), 33% (rombos), 67% (triángulos) y 100% de defoliación (círculos). Línea vertical punteada: momento de aplicación de los tratamientos.

5.3.2 Removilización aparente de reservas desde los carpelos

En términos generales, el peso promedio de los carpelos a cosecha fue mayor en los tratamientos sometidos al desvainado respecto de sus contrapartes defoliadas (Figuras 5.2 a – f), más aún en los tratamientos de defoliación el peso de estos órganos tendió a disminuir en todos los experimentos, aunque las reducciones no fueron significativas.

En el experimento 1 el cultivar Mireya 4,2 RR (Figura 5.2 a) presentó una tendencia a menor peso de los carpelos bajo los tratamientos testigo y con defoliación total. ACA 480 GR no presentó disminuciones acentuadas en los pesos de los carpelos (Figura 5.2 b) con la excepción del tratamiento con defoliación total, lo cual sugeriría al menos un nulo o escaso aporte de reservas al llenado de las semillas.

En el experimento 2, durante el período de aplicación de los tratamientos, el peso de los carpelos se mantuvo relativamente constante en los tratamientos sin desvainado mientras que los carpelos continuaron acumulando biomasa en los tratamientos con desvainado (Figura 5.2 c); para ambos niveles de vainas, el peso de los carpelos disminuyó hacia el final del período de crecimiento. Durante el llenado de las semillas se presentó una tendencia a obtener menores pesos de carpelos en los tratamientos con defoliaciones parciales, aunque el único tratamiento que presentó un menor peso de carpelos fue el de 67% de defoliación en el cultivar A 4613 RG.

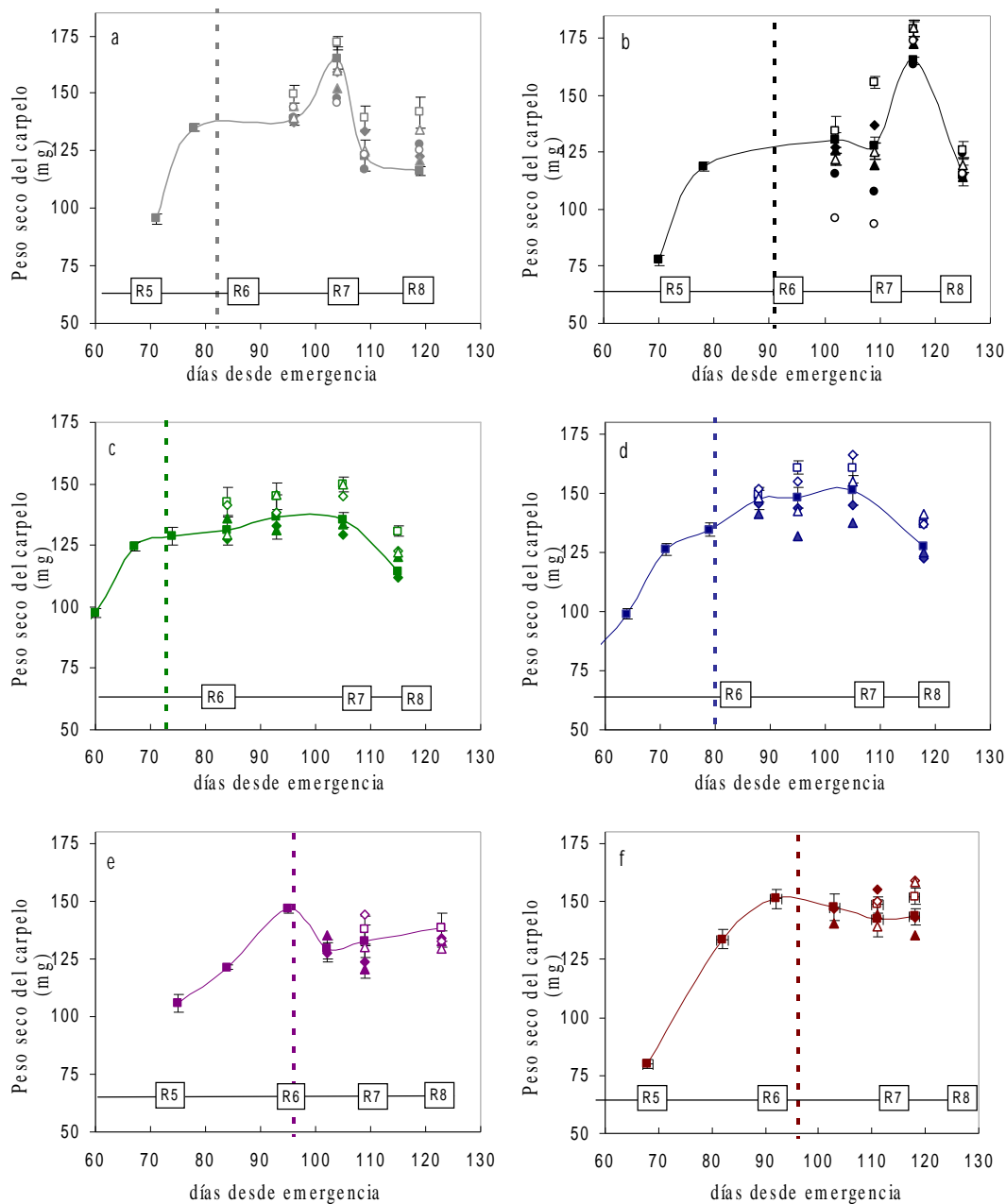


Figura 5.2 - Evolución del peso seco individual del carpelo en nudos medios desde el estado fenológico de R 5 hasta madurez de cosecha (R 8) en el experimento 1: **(a)** Mireya 4,2 RR, **(b)** ACA 480 GR, en el experimento 2: **(c)** DM 3700 RR, **(d)** A 4613 RG y en el experimento 3: **(e)** ACA 480 GR, **(f)** A 4613 RR. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33% de defoliación; triángulo: 67% de defoliación y círculo: defoliación total en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). La línea llena une las observaciones correspondientes al testigo y la línea vertical con punteado fino: aplicación de los tratamientos.

5.3.3 Removilización aparente de reservas desde hojas y tallos

Si bien se esperaba que el peso de los tallos a cosecha fuese menor en los tratamientos defoliados, esta respuesta sólo se encontró en Mireya 4,2 RR bajo 67 y 100% de defoliación (Tablas 5.1). Dentro de cada nivel de defoliación, el desvainado produjo incrementos del peso del tallo en tres oportunidades (Mireya 4,2 RR bajo un 67% de defoliación en el experimento 1 y A 4613 RG en los tratamientos testigo y 33% de defoliación en el experimento 2). Al comparar el comportamiento entre cultivares, se determinó que DM 3700 RR presentó una significativa ($p=0,01$) mayor reducción en el peso del tallo respecto de A 4613 RG en el experimento 2 (Tabla 5.2), y ACA 480 GR también presentó una significativa ($p=0,009$) mayor disminución respecto al cultivar A 4613 RG (Tabla 5.3). En términos generales estos resultados sugieren que no habría, ó en su defecto serían mínimos los aportes de reservas al crecimiento de las semillas provenientes de los tallos.

Los tratamientos mas severos de defoliación redujeron la materia seca vegetativa + hojas caídas determinadas al estado de *ca.* R6 (Tablas 5.1, 5.2 y 5.3), excepto en A 4613 RG en el experimento 3, mientras que un 33% de defoliación sólo genero reducciones en el experimento 1 (Tabla 5.1). En madurez de cosecha las disminuciones de la materia seca vegetativa + hojas caídas respecto al tratamiento testigo se generalizaron en todos los tratamientos, cultivares y niveles de destinos excepto en el tratamiento con 33% de defoliación en ambos cultivares del experimento 3 (Tabla 5.3).

La removilización aparente de reservas sólo se modificó, reduciéndose significativamente, bajo una defoliación total en ambos cultivares en el experimento 1, y bajo un 67% de defoliación en ACA 480 GR (Tablas 5.1).

Tabla 5.1 – Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre el peso de los tallos a cosecha, la materia seca vegetativa y la removilización aparente de reservas (R%). Experimento 1.

Cultivar	Tratamiento		Tallo (g m ⁻²) R 8	MS Veg. + Hojas Caídas (g m ⁻²)		R %
	defoliación	desvainado		R 6	R 8	
	%	%				
Mireya 4,2 RR	0	0	211,4 a	502,0 a	397,0 a	20,6 a
	33	0	194,9 abc	439,3 b	350,0 b	20,3 a
	67	0	184,0 c	436,3 b	338,0 b	22,4 a
	100	0	191,4 bc	337,8 c	297,8 c	11,8 b
	0	40	197,1 bc	-	376,5 a	-
	67	40	204,1 ab	-	300,5 c	-
	100	40	195,2 bc	-	292,0 c	-
ACA 480 GR	0	0	183,4 b	611,3 a	371,3 a	39,3 a
	33	0	189,1 ab	492,0 b	322,0 b	34,6 ab
	67	0	185,5 ab	461,8 b	305,8 bc	33,8 bc
	100	0	181,9 b	372,3 c	265,2 d	28,4 c
	0	40	196,4 a	-	375,5 a	-
	67	40	196,8 a	-	293,5 bcd	-
	100	40	188,3 ab	-	282,8 cd	-
Mireya 4,2 RR			196,9 A	428,8 B	336,0 A	18,8 B
ACA 480 GR			188,8 A	484,3 A	316,6 B	34,0 A
Tratamiento		p-valor	0,047	<0,0001	<0,0001	0,0003
Cultivar		p-valor	0,211	0,024	0,034	<0,0001
Cultivar * Trat		p-valor	0,262	0,078	0,602	0,287

- Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos.
- Letras mayúsculas diferentes indican da cultivar diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre cultivares
- R%: removilización aparente; MS Veg + Hojas caídas: materia seca vegetativa + hojas caídas
- s/d: sin datos

Tabla 5.2 – Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre el peso de los tallos a cosecha, la materia seca vegetativa y la removilización aparente de reservas (R%). Experimento 2.

Cultivar	Tratamiento		Peso Tallo (g m ⁻²) R8	MS Veg. + Hojas Caídas (g m ⁻²)		R %
	defoliación %	desvainado %		R 6	R 8	
DM 3700 RR	0	0	150,8 a	487,8 a	321,3 a	34,1 a
	33	0	147,2 a	442,0 a	278,5 b	36,9 a
	67	0	150,0 a	372,0 b	251,5 bc	32,4 a
	0	40	155,4 a	s/d	340,5 a	s/d
	33	40	159,7 a	s/d	275,0 b	s/d
	67	40	142,4 a	s/d	227,5 c	s/d
A 4613 RG	0	0	202,8 bc	578,5 a	377,8 b	34,7 a
	33	0	191,8 c	551,8 a	333,0 cd	39,6 a
	67	0	214,8 ab	489,8 b	326,6 cd	33,3 a
	0	40	243,3 a	s/d	415,0 a	s/d
	33	40	218,5 ab	s/d	345,5 c	s/d
	67	40	210,8 bc	s/d	304,8 d	s/d
DM 3700 RR			151,0 B	434 B	282,4 B	35,8 A
A 4613 RG			214,5 A	540 A	350,4 A	34,3 A
Tratamiento		p-valor	0,02	0,00	<0,0001	0,07
Cultivar		p-valor	0,01	0,00	0,00	0,10
Cultivar * Trat		p-valor	0,30	0,79	0,90	0,87

- Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre tratamientos.
- Letras mayúsculas diferentes indican da cultivar diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre cultivares
- R%: removilización aparente; MS Veg + Hojas caídas: materia seca vegetativa + hojas caídas
- s/d: sin datos

Tabla 5.3 – Efecto de diferentes niveles de defoliación y del desvainado sobre el peso de la materia seca vegetativa y el peso de los tallos post-aplicación de los tratamientos y a cosecha. Removilización aparente de reservas (R%) y disminución (%) del peso de los tallos. Experimento 3.

Cultivar	Tratamiento		Tallos (g m ⁻²)		Disminución %	MS Veg. + Hojas Caídas (g m ⁻²)		R %	
	defoliación %	desvainado %	R 6	R 8		R 6	R 8		
ACA 480 GR	0	0	279 a	150,6 b	45,6 a	549,5 a	389,8 abcde	28,6 a	
	33	0	267 a	146,4 b	44,0 a	503,3 a	377,2 cdefg	24,4 a	
	67	0	230 a	154,5 b	31,6 a	415,3 b	343,6 g	16,9 a	
	100	0	s/d	215,0 a	s/d	s/d	349,1 fg	s/d	
	0	40	s/d	158,1 b	s/d	s/d	381,2 bcdefg	s/d	
	33	40	s/d	155,4 b	s/d	s/d	385,7 abcdef	s/d	
	67	40	s/d	140,4 b	s/d	s/d	344,6 g	s/d	
	0	0	252 a	195,8 a	21,9 a	546,0 a	416,2 ab	23,5 a	
	33	0	283 a	221,3 a	21,3 a	546,5 a	413,7 abc	24,2 a	
67	0	261 a	208,1 a	20,3 a	475,8 a	361,5 efg	23,5 a		
A 4613 RG	100	0	s/d	208,3 a	s/d	s/d	290,7 h	s/d	
	0	40	s/d	211,7 a	s/d	s/d	419,1 a	s/d	
	33	40	s/d	209,1 a	s/d	s/d	399,8 abcd	s/d	
	67	40	s/d	214,9 a	s/d	s/d	375,6 defg	s/d	
	ACA 480 GR			258 A		40,4 A	489 A		23,3 A
	A 4613 RG			265 A		21,1 B	523 A		23,8 A
	Tratamiento		p-valor	0,623	0,035	0,186	0,002	<0,0001	0,422
	Cultivar		p-valor	0,238	0,009	0,014	0,207	0,217	0,868
	Cultivar * Trat		p-valor	0,236	0,013	0,299	0,384	0,012	0,437

- Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre cultivares y tratamientos
- Letras mayúsculas diferentes indican da cultivar diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre cultivares
- R%: removilización aparente; MS Veg + Hojas caídas: materia seca vegetativa + hojas caídas
- s/d: sin datos

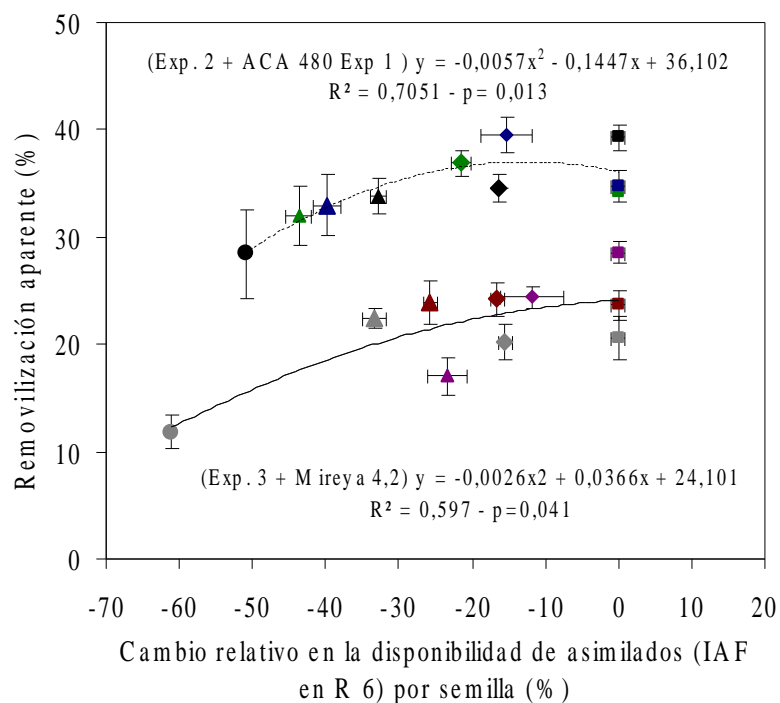


Figura 5.3 - Removilización aparente de reservas desde la materia seca vegetativa + hojas caídas entre R6 y R8 en función de las diferentes relaciones fuente/destino estimada como el cambio relativo en el IAF por semilla. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33% de defoliación; triángulo: 67% de defoliación y círculo: defoliación total. Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG. Línea punteada: ajuste para experimento 2 y cultivar ACA 480 GR del experimento 1 y línea entera: ajuste para exp. 3 y Mireya 4,2 RR del exp. 1.

A través de experimentos y cultivares, se estimó que la removilización aparente de reservas varió entre un máximo de *ca.* 40% en el tratamiento testigo de ACA 480 GR, el cual sufrió el vuelco y posterior enderezamiento con hilos y un mínimo de 11,8% en el tratamiento con defoliación total en el cultivar Mireya 4,2 RR. Sin embargo, esta variabilidad no estuvo mayormente asociada con los tratamientos de defoliación parcial (Figura 5.3). Más aún, la relación entre la removilización y los cambios en la relación fuente/destino no pudieron explicarse mediante un único modelo sino que se obtuvieron modelos diferentes para los experimentos 2 y 3, mientras que cada variedad del

experimento 1 se incluyó en un modelo diferente (Figura 5.3). Estas dos relaciones curvilíneas halladas sugieren que para un mismo nivel de relación fuente/destino existiría un aporte diferencial de reservas al crecimiento de los granos. Esto sugiere la existencia de un control genotípico y ambiental sobre el nivel de movilización mucho más importante que las variaciones en la relación fuente/destino. Si bien era de esperar una disminución de la removilización aparente de reservas con el aumento de la relación fuente/destino, esto no ocurrió y además fueron observados valores muy similares aun bajo valores contrastantes de relación fuente/destino, y solo en aquellas situaciones donde se presentó un estrés severo en la fuente de carbono (*ie.* defoliación total) se redujo significativamente ($p=0,003$) la removilización de reservas.

5.3.4 Contribución de reservas al llenado de la semilla

El equivalente en peso de las semillas proveniente de las reservas acumuladas en órganos vegetativos fue, en promedio, de un 29% y no se hallaron diferencias entre tratamientos de defoliación y tampoco fue significativa la interacción cultivar*tratamiento (Tabla 5.4). En el experimento 1 se encontraron diferencias entre los cultivares, presentando ACA 480 GR una mayor proporción del peso de la semilla proveniente al aporte de las reservas, que Mireya 4,2 RR. En el experimento 2, el cultivar A 4613 RG presentó un mayor peso equivalente de reservas que DM 3700 RR mientras que en el experimento 3 no se hallaron diferencias ni entre tratamientos ni entre cultivares (Tabla 5.4).

Tabla 5.4 – Estimación del % del peso de las semillas equivalente al aporte de las reservas (%PSR) para los tratamientos de defoliación sin raleo de frutos en todos los experimentos.

Experimento	Cultivar	Nivel de defoliación (%)				PSR %	p-valor			LSD (0,05)		
		0	33	67	100		Trat	Cult	Cult * Trat	Trat	Cult	Cult * Trat
Exp 1	Mireya 4,2	19,0	18,9	24,6	22,3	21,2 b	0,28	0,008	0,20	NS	12,2	NS
Exp 1	ACA 480 GR	52,3	39,0	43,6	45,7	45,3 a						
Exp 2	DM 3700 RR	26,9	29,9	25,3	-	27,4 b	0,37	0,036	0,90	NS	5,7	NS
Exp 2	A 4613 RG	31,9	38,7	30,9	-	33,8 a						
Exp 3	ACA 480 GR	31,3	25,4	17,5	-	24,7 a	0,42	0,452	0,39	NS	NS	NS
Exp 3	A 4613 RG	20,5	22,6	21,3	-	21,5 a						

- Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre cultivares dentro de cada experimento.

5.3.5 Efecto de las alteraciones fuente/destino tardías sobre el contenido de proteína, aceite y residuos de la semilla

Promediados a través de genotipos y experimentos, los efectos de las defoliaciones parciales sobre la concentración de la proteína y el aceite fueron mínimos, en tanto que una defoliación total generó un incremento medio del 2% en la concentración de proteínas y redujo en un 4,5% la concentración de aceite (Tabla 5.5), con el consiguiente aumento de residuos. El desvainado incrementó la concentración de proteína consistentemente, en un 1,1%, mientras que no se encontraron cambios significativos en la concentración de aceite y residuos asociados a diferencias en el nivel de vainas. La concentración de proteínas + aceite se redujo bajo una defoliación total, mientras que con 33 y 67% de defoliación fueron similares al testigo, debido a que las reducciones que ocasionaron estos tratamientos en la concentración de proteína fueron

compensadas por el incremento en las del aceite (Tabla 5.5). En tanto que el desvainado incrementó su valor al aumentar la concentración de proteína.

Tabla 5.5 – Concentración de proteína y aceite de semillas sometidas a diferentes niveles de defoliación y desvainado. Los datos son promedios de todos los experimentos y cultivares.

Tratamientos de defoliación (%)	Proteína	Aceite	Proteína + Aceite
	%		
0	41.8 b	23.4 b	65.2 a
33	41.0 c	24.1 a	65.0 a
66	41.1 c	23.6 ab	64.7 a
100	43.8 a	18.9 c	62.8 b
% de desvainado	%		
0	41.2 b	22.9 a	64.2 b
40	42.3 a	23.0 a	65.2 a

- Entre tratamientos las letras minúsculas distintas indican diferencias significativas ($p \leq 0,05$)

Al expresar la composición química como el contenido de cada compuesto por unidad de semilla, se encontró una relación lineal entre el contenido de proteínas y la relación F/D (Figura 5.4). En tanto que para el contenido de aceite (Figura 5.5) y de los residuos (carbohidratos principalmente; Figura 5.6) en la semilla se ajustaron relaciones del tipo lineal plateau. El contenido de proteínas se incrementó en todo el rango de relaciones F/D analizado en este estudio (Figura 5.4) y presentó un incremento similar ($p=0,10$) que el contenido de residuos ante el incremento de la relación F/D; el aceite fue el componente químico más sensible a las reducciones en la relación F/D al presentar una tasa de cambio significativamente mayor a la de la proteína ($p=0,02$) y a la de los residuos ($p=0,0001$); sin embargo, a partir de relaciones F/D superiores a las de los tratamientos de 33% de defoliación, el contenido de aceite no se modificó. El incremento de la relación F/D por el desvainado de los tratamientos testigos no

incrementó ni el contenido de aceite ni el de los residuos. Es interesante destacar que el cultivar ACA 480 GR del experimento 1 mostró consistentemente, un menor contenido de todos sus componentes para un nivel dado de relación F/D, probablemente asociado a la diferente estructura que presentó este cultivar (ver Fig. 3.17 en capítulo 3). El mencionado vuelco que presentó este cultivar alteró su estructura modificando la normal disposición de las hojas del canopeo, esto posiblemente haya alterado su capacidad fotosintética durante la fase final del llenado de las semillas.

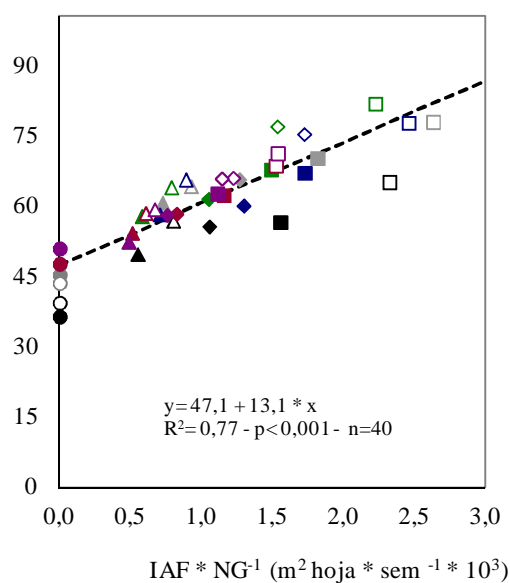


Figura 5.4 - Contenido de proteína por semilla en función de la relación fuente/destino estimada como el IAF por semilla. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33% de defoliación; triángulo: 67% de defoliación y círculo: defoliación total en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

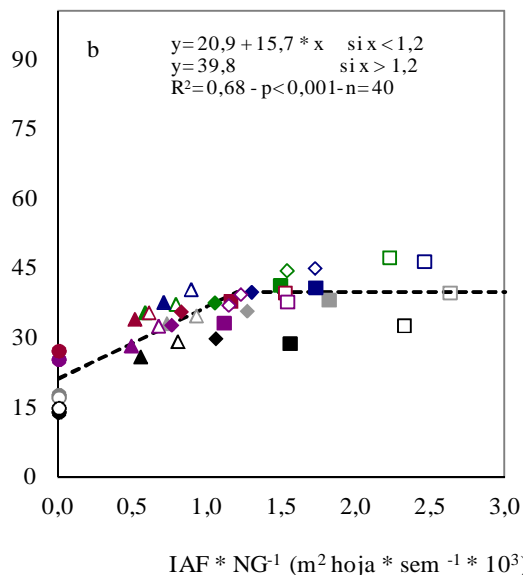


Figura 5.5 - Contenido de aceite por semilla en función de la relación fuente/destino estimada como el IAF por semilla. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33%; triángulo: 67% y círculo: 100% de defoliación en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos) Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

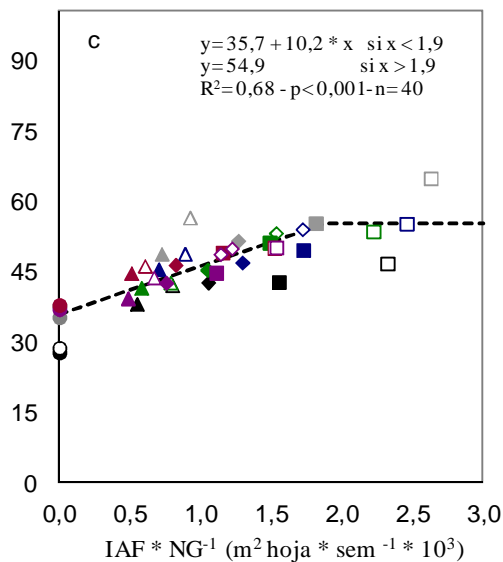


Figura 5.6 - Contenido de residuos por semilla en función de la relación fuente/destino estimada como el IAF por semilla. Símbolos: cuadrado: testigo; rombo: 33%; triángulo: 67% y círculo: 100% de defoliación en combinación con desvainado (símbolos abiertos) y sin desvainado (símbolos llenos). Colores: Gris: Mireya 4,2 RR, Negro y Violeta: ACA 480 GR, Verde: DM 3700 RR y Azul y Bordó: A 4613. RG.

5.4 DISCUSIÓN

En su comparación con otras especies, Borrás *et al.* (2004) sugirieron que la soja poseía una capacidad de movilizar reservas intermedia a los cultivos de trigo y maíz y que esta capacidad le permitiría disminuir el peso de las semillas menos que proporcionalmente cuando se producen reducciones en la relación fuente/ destino. Sin embargo, en estos experimentos el rendimiento bajó sostenida y proporcionalmente a medida que se redujo la intercepción de radiación (ver figura 3.16 en capítulo 3) sugiriendo que las limitaciones por fuente pueden ser mayores a las propuestas en el estudio de Borrás *et al.* (2004). De hecho, en estos estudios, la removilización fue similar entre tratamientos con relaciones fuente/destino muy contrastantes y no se encontraron evidencias que apoyen el supuesto rol *buffer* de las reservas para sostener el peso de las semillas.

En nuestros experimentos no se encontraron evidencias consistentes que sugieran una alteración importante de la tasa de senescencia foliar frente a reducciones de las relaciones fuente/destino y sólo bajo relaciones fuente/destino muy negativas (defoliación total en experimentos 1 y 3) se observó un adelantamiento de la madurez de las plantas. Esto implica que una vez que el mecanismo de senescencia se desencadenó éste no puede ser retardado por reducciones en los niveles de asimilados. Sin embargo, la senescencia foliar se vio retardada en el caso de la aplicación del desvainado, aunque el momento de madurez no se retrasó de manera significativa (ver figura 4.8 en capítulo 4). Un efecto similar observaron Wittenbach (1983) y Miceli *et al.* (1995, 2000), quienes determinaron que el inicio y progresión de la senescencia foliar era afectado por los tratamientos de desvainado o de restricción del crecimiento de vainas (efecto similar al de un desvainado) respectivamente. Más aún, Miceli *et al.* (1995, 2000) sugirieron

que los cambios en la tasa de senescencia estarían ligados al estado de reservas nitrogenadas de las plantas, por lo que la menor demanda total de nitrógeno, derivada del menor número de semillas establecidas bajo desvainado, sería la responsable de esta mayor duración del área foliar.

Si bien en nuestro estudio no se midió la fotosíntesis de las hojas remanentes, la literatura cita resultados contrastantes cuando se aplicaron desvainados parciales, con ausencia de efecto (Woodward y Rawson, 1976; Egli y Bruening, 2003) o con una reducción del 30-38% de la fotosíntesis (Lawn y Brun, 1974) cuando se aplicó un 25% de reducción en el nivel de vainas a fines de la floración y comienzo del llenado de semillas. Wittenbach (1983), quién con un 50% de desvainado obtuvo hasta un 40% de reducción en la tasa de fotosíntesis cuando el desvainado se aplicó una semana post inicio de floración y cuando el desvainado se producía 4 semanas post-floración (similar al momento utilizado en este estudio) la tasa de fotosíntesis se reducía hasta *ca.* hacerse nula 15 días después tratamiento. El incremento del peso de la semilla en todo el perfil de la planta (ver figura 3.6 en capítulo 3) como respuesta al desvainado y un nivel de desvainado efectivo del $31,4 \pm 0,9\%$ cuando el desvainado se efectuó sin defoliación o con defoliaciones parciales, sugieren que la fotosíntesis si bien pudo haber sufrido algún grado de reducción durante la etapa final del llenado de las semillas, ésta no fue suficiente para impedir el aumento de la tasa de crecimiento de las semillas (ver tablas 4.1, 4.2 y 4.3 en capítulo 4).

En soja y otras legumbres los carpelos son considerados órganos que pueden actuar como vías transitorias del carbono hacia los granos y contribuir a mantener su peso (Fraser *et al.*, 1982). Una vez que los carpelos han alcanzado su máxima longitud, si la cantidad de asimilados que llegan al fruto superan las demandas de las semillas que crecen en su interior, existe un engrosamiento de las paredes de la vaina y un aumento

de su peso; por el contrario, las paredes de la vaina pueden perder asimilados, tanto por cederlos a las semillas como por respiración. Si bien no se puede afirmar que en este estudio los carpelos removilizaron reservas hacia las semillas, sí se evidenció una tendencia a la reducción del peso de los mismos en los tratamientos bajo defoliación. Este comportamiento es similar al descrito por Westgate *et al.* (1989) en los carpelos de plantas sometidas a un severo estrés hídrico, que presentaron reducciones en los carbohidratos solubles presentes, en los carpelos hacia el final del llenado de las semillas. Por su parte, el desvainado, tendió a producir un incremento en peso de los carpelos, sugiriendo una acumulación de reservas en ellos. Esto, a su vez, significa que parte de los asimilados adicionales que son transportados hacia los frutos, al disminuir la demanda total de los destinos, no son instantáneamente utilizados para incrementar el crecimiento de las semillas sino que son utilizados en el crecimiento de la vaina. No obstante, las semillas incrementaron su tasa de crecimiento. Una posibilidad es que el incremento en el crecimiento de las vainas haya permitido, en principio, la continuidad de la expansión de las células de los cotiledones y el incremento del contenido hídrico de las semillas (ver figura 4.7 en capítulo 4), lo que a su vez permitió las respuestas en tasa de crecimiento.

A través de experimentos y cultivares, se estimó que la removilización aparente de reservas varió entre un máximo de 40% y un mínimo de 12%. Sin embargo, esta variabilidad no estuvo mayormente asociada con los tratamientos de defoliación parcial sino que difirió entre experimentos y entre genotipos, sugiriendo la existencia de un control genotípico y ambiental sobre los niveles de removilización. El porcentaje del peso de la semilla que provendría de la removilización de las reservas estuvo, en la mayor parte de los casos, entre 20 y 30%, siendo similar al que determinó Yamagata *et al.* (1987). A pesar de que la aproximación utilizada en este estudio para estimar la

removilización de las reservas es imperfecta ya que no consideró las pérdidas de peso por respiración, las cuales fueron estimadas en un 20% por Hume y Criswell (1973) quienes utilizaron el $^{14}\text{CO}_2$ asimilado en toda la planta. Sólo en un caso (ACA 480 GR, experimento 1) los valores estimados fueron claramente superiores. Sólo cuando se aplicaron modificaciones muy extremas de la relación fuente/destino se redujo significativamente la movilización de reservas. En soja, las hojas son la principal fuente de carbohidratos y nitrógeno acumulado en las semillas a madurez (Egli *et al.*, 1987), mientras que los tallos y los pecíolos son menos eficientes en removilizar los carbohidratos hacia las semillas en desarrollo (Allen *et al.*, 1988). Board *et al.* (1994) utilizando defoliaciones totales no observó un efecto de compensación de las reservas alojadas en tallos, ramificaciones y pecíolos ante las pérdidas de asimilados en las hojas y de su capacidad asimiladora. Esto sugiere que el brusco estrés de carbono y nitrógeno que desencadena una defoliación total obstaculizó la normal removilización de reservas y/o los mecanismos de utilización de las reservas por parte de las semillas. Coincidentemente, este tratamiento se asoció con una reducción de la duración del período de llenado de las semillas.

Los mayores niveles de removilización y de peso de la semilla equivalente al aporte de reservas en el cultivar ACA 480 GR pudieron estar asociados al efecto del vuelco sobre la arquitectura de la planta, lo cual habría reducido la contribución de la fotosíntesis durante el llenado de las semillas. En maíz, el mayor vuelco que presentaban los híbridos más antiguos versus los híbridos modernos se asoció con una mayor removilización de materia seca desde los tallos durante el llenado del grano (Tollenaar, 1989). La menor removilización determinada en el cultivar Mireya 4,2 RR respecto a ACA 480 GR podría estar asociada a una mayor radiación acumulada durante el llenado de granos debida a las diferencia de desarrollo, a partir de la cual Mireya 4,2

RR ubicó el llenado en un período de mayor radiación que ACA 480 GR (ver tabla 2.3 en capítulo 2). Resultados similares obtuvo Capristo *et al.* (2007) en su estudio realizado en Balcarce donde también determino que los híbridos de maíz de ciclo corto generaban altas relaciones fuente/destino y presentaban los menores valores de removilización aparente de reservas. La respuesta de Mireya 4,2 RR pudo haber estado también vinculada con su fenología, es probable que ambas respuestas (la mayor sensibilidad del número de semillas y la menor capacidad de removilización) posean un control común. Si bien el número de granos está principalmente definido por la fotosíntesis actual, no puede descartarse la participación de asimilados previamente acumulados en aminorar las fluctuaciones de asimilados (Egli, 2010) por lo que la menor capacidad de acumular o movilizar carbohidratos podría otorgar, a este genotipo, una mayor sensibilidad para reducir también su número de semillas. Por otro lado, en el experimento 3 hubo una menor contribución de las reservas respecto a los valores estimados en los mismos cultivares (ACA 480 GR y A 4613 RG) en experimentos previos. Al analizar los datos meteorológicos de estas campañas se encontró que hubo mayor radiación solar incidente durante el llenado de granos en el experimento 3. Con respecto a la radiación incidente medida durante el llenado de granos en ACA 480 GR en el experimento 1, este incremento fue del 27,4%, mientras que con relación al llenado de A 4613 GR en el experimento 2 el aumento de la radiación incidente promedio en el experimento 3 fue del 13,8%. Esto sugeriría que durante el tercer experimento existió un mayor aporte de la fotosíntesis durante el llenado de los granos, y esto podría estar asociado con la menor contribución de las reservas al peso final de las semillas. Recientemente, Salvagiotti *et al.* (2009) determinaron en sojas de alto rendimiento (*ca.* 4850 kg ha⁻¹) valores de removilización similares a los obtenidos en el experimento 3 y en Mireya 4,2 RR en nuestro estudio. La radiación acumulada durante

el período de llenado de las semillas en su experimento fue de 747 Mj m^{-2} vs 799 y 633 Mj m^{-2} para los cultivares A 4613 RG y ACA 480 GR en el experimento 3 de nuestro ensayo. Lo anteriormente expuesto, sugiere que para medir valores elevados de removilización de reservas se requeriría además de una baja relación fuente/destino establecida al inicio del llenado de las semillas, un menor aporte por vía fotosintética lo cual podría estar relacionado a baja intensidad de radiación y/o a aspectos de la estructura del cultivo, como por ejemplo, la ocurrencia de vuelco con el consecuente desarreglo y pérdidas de hojas del estrato medio de la planta que entraron en contacto con el suelo como aconteció en el cultivar ACA 480 GR en el experimento 1 de este estudio.

En nuestro estudio se encontraron asociación negativas y significativas ($p < 0,001$) entre la concentración de proteína en grano con: (i) la concentración de aceite ($y = 54,3 - 0,55x$; $R^2 = 0,61$ y $n = 40$) y (ii) el rendimiento ($y = 2147,4 - 43,61x$; $R^2 = 60$ y $n = 40$). Estos resultados coinciden con los encontrados en la bibliografía, en donde se ha determinado que altas concentraciones de proteínas están frecuentemente asociadas a bajos tenores de aceite, y además habitualmente aunque existen excepciones, se asocian con un menor rendimiento (Brim y Burton, 1979; Helms y Orf, 1998). Por otro lado, el cultivar ACA 480 GR en ambos experimentos presentó un menor rendimiento y una menor duración del llenado de las semillas; además, promediado a través de todos los tratamientos, tuvo un mayor porcentaje de proteína en la semilla respecto a Mireya 4,2 RR en el experimento 1 ($p < 0,02$) y que A 4613 RG ($p < 0,008$) en el experimento 3 respectivamente (datos no presentados). Los resultados encontrados en el cultivar ACA 480 GR coincide con los previamente registrado por Salado-Navarro *et al.* (1985), quienes establecieron que aquellas líneas que poseían mayor contenido de proteína removilizaban el nitrógeno de las hojas más temprano y con una mayor tasa y además

tenían una menor duración del llenado de las semillas y un menor rendimiento. Asimismo, existe evidencia (Vasilas *et al.*, 1995) de que aquellas isolíneas que tienen menor duración del llenado de las semillas remobilizan más nitrógeno y materia seca. Estudios previos han demostrado la interdependencia del rendimiento del cultivo con la acumulación de nitrógeno y la duración del período de llenado de las semillas. Brim y Burton (1979) determinaron que la concentración de nitrógeno en la semilla está bajo control genético. Egli y Bruening (2007a) en su evaluación a nivel de la semilla, encontraron que cultivares genéticamente con mayor concentración de nitrógeno en la semilla presentaban como era esperable una mayor y significativa asociación con la tasa de acumulación de nitrógeno por semilla, sin embargo ni la tasa de acumulación de materia seca ni la duración del llenado de las semillas estaban asociadas con la concentración de nitrógeno de la semilla. Sin embargo, Rotundo *et al.* (2009) sostuvieron que para determinar apropiadamente el impacto de la disponibilidad de asimilados en el contenido y concentración de proteínas en la semilla, debía tomarse el enfoque de disponibilidad de asimilados por semilla.

En esta tesis se evidencia que el contenido de proteínas fue sensible en todo el rango de relaciones F/D explorado, mientras que los contenidos de aceite y residuos no respondieron ante la liberación de fuente por desvainado. Sin embargo, bajo las defoliaciones más intensas el contenido de aceite parecería ser el componente de la semilla más afectado y por ello se produce un incremento en la concentración (% peso seco) de proteína y residuos. Respecto a las defoliaciones parciales, se encontró una reducción marcada en el contenido de aceite de la semilla bajo el 67% de defoliación, similar a lo hallado por MacAlister y Krober (1958) quienes utilizaron un 80% de defoliación y observaron reducciones en la concentración de aceite. Rotundo y Westgate (2010) ante la aplicación de un estrés hídrico durante el llenado de la semilla,

determinaron que las tasa de acumulación de los diferentes componentes de la semilla frecuentemente se compensaban para mantener una tasa de crecimiento de las semillas estable, y observaron que la relativa estabilidad en la acumulación de las proteínas probablemente reflejaría la posibilidad de removilizar reservas nitrogenadas tarde durante el llenado. Sin embargo, cuando se aplican tratamientos de defoliación tardíos además de remover la mayor reserva de nitrógeno para el llenado de la semilla, se afecta el contenido de aceite en la semilla ya que éste depende principalmente de la fotosíntesis actual. Los resultados expuestos en el capítulo 4 en este estudio (ver sección 4.3.1 en el capítulo 4), claramente reflejan la restricciones que posee la planta para mantener la tasa y duración del llenado de las semillas ante severas reducciones del área foliar, y esto se tradujo en mayores reducciones del contenido de aceite y por ende en un incremento en la concentración de proteína y de residuos en menor escala. En nuestro estudio, el incremento del contenido de proteínas en los tratamientos testigo con raleo de frutos coincide con los resultados obtenidos por Rotundo *et al.* (2011), quienes a partir de tratamientos con reducciones en los niveles de radiación incidente sobre el cultivo determinaron un incremento significativo ($p=0,018$) del contenido de proteínas en el tratamiento testigo desvainado ($73,6 \pm 4,8$ mg semilla⁻¹) respecto al tratamiento testigo sin desvainar ($64,3 \pm 2,2$ mg semilla⁻¹). Estudios previos de McAlister y Krober (1958), Kollman *et al.* (1974), Shoenbeck *et al.* (1986) y Rotundo *et al.* (2009, 2011), también resaltaron la dependencia de los altos contenidos de proteína con la mayor disponibilidad de asimilados. Sin embargo, existiría un límite al incremento en el contenido de proteínas y no estaría ligado sólo al potencial genético de incorporar más nitrógeno sino a la capacidad de las plantas de suministrar nitrógeno a las semillas (Rotundo *et al.*, 2009).

CONCLUSIONES

En base a los resultados de este estudio no es posible afirmar que la removilización de reservas se incremente con la reducción de la relación fuente/destino. En cambio, si puede afirmarse que frente a un mismo cambio en la relación fuente/destino producida por defoliación, existió una respuesta diferencial de los genotipos y entre años en definir el nivel de removilización.

Si bien la aproximación utilizada en este estudio para estimar la removilización de las reservas es imperfecta, al no considerar pérdidas de peso por respiración, ha posibilitado una cuantificación de la contribución de las reservas al sostenimiento parcial del peso de las semillas frente a reducciones en la fotosíntesis tardía en el cultivo de soja. Asimismo, al detectarse la existencia de un rango de variabilidad tanto en el porcentaje de removilización como en la contribución de las reservas al peso final de la semilla, puede suponerse que también existe variabilidad en los principales mecanismos que regulan estos procesos. La identificación de estos mecanismos y de su control ambiental y genético permitiría mejorar la contribución de las reservas al llenado de las semillas y reducir, así, el grado de limitación por fuente que los cultivos de soja experimentan tanto bajo condiciones óptimas de crecimiento como en presencia de limitantes bióticas o abióticas. La falta de diferencias en el grado de removilización entre niveles de defoliaciones contrasta con el incremento de la removilización observado frente a condiciones de estrés hídrico (Westgate *et al.*1989). Esto sugiere que los mecanismos asociados a la removilización de reservas pueden diferir según cuál sea el origen de las limitaciones por fuente.

CAPÍTULO 6

CONSIDERACIONES FINALES

6.1 Principales contribuciones de esta tesis

El rendimiento de los cultivos es una función de la producción de los asimilados y su utilización para desarrollar y establecer las semillas y para producir los materiales de almacenamiento que le dan al cultivo su valor económico. La existencia de períodos críticos (Egli, 1998) hace que la reducción de la cantidad y actividad del área foliar no se traslade siempre en forma proporcional a las caídas del rendimiento. Así, el efecto de las defoliaciones sobre el rendimiento y sus componentes en el cultivo de soja está fuertemente condicionado no solo por su intensidad sino también por su momento de ocurrencia (Turnipseed y Kogan, 1976; Fehr *et al.*, 1981; Pickle y Caviness, 1984; Goli y Weaver, 1986).

En este sentido, el **Objetivo general** de esta tesis fue obtener una aproximación cuantitativa para estimar las pérdidas del rendimiento en diferentes genotipos de soja ante defoliaciones tardías, basada en el entendimiento de las bases funcionales que definen el crecimiento de las semillas. Estos modelos (que se presentaron en la sección **3.3.7.1** del capítulo 3), no solo poseen un buen ajuste sino que están respaldados por el entendimiento de la forma en que las defoliaciones afectan los aspectos relacionados con la generación del rendimiento, analizándolo desde diferentes perspectivas: el efecto sobre los componentes numéricos (ver sección 3.3.2 a 3.3.5 en capítulo 3), la dinámica del crecimiento de las semillas y las relaciones hídricas de las mismas (capítulo 4) y evaluando el aporte de asimilados provenientes de sustancias de reservas al peso de las semillas (ver sección 5.3.4 en capítulo 5). Además, hasta el presente el abordaje de los efectos de variaciones en las relaciones fuente/destino por efecto de defoliaciones a

nivel cultivo disponible tanto en la literatura nacional como internacional, estaba mayormente vinculados a evaluar los efectos sobre el rendimiento y sus componentes a nivel de planta entera, con escasas evidencias de los efectos en diferentes posiciones de la planta sobre el peso final de las semillas y las variables que la determinan (tasa de crecimiento y duración del llenado). En este sentido, la tesis ha hecho un notable avance, al demostrar que más allá de los diferentes momentos en los que crecen las semillas de soja en diferentes posiciones de la planta, en todas ellas existe capacidad de respuesta tanto a los aumentos como a las disminuciones de fuente, aunque los niveles de limitación y las respuestas en los parámetros que definen el crecimiento de las semillas sean levemente diferentes entre posiciones (Capítulos 3 y 4).

Los modelos de pérdida del rendimiento basados en el IAF remanente o en el porcentaje de radiación interceptada fueron, desde el punto de vista estadístico, sólidos y pueden ser potencialmente aplicables. Así, la determinación del % de radiación fotosintéticamente activa bajo condiciones de campo puede hacerse de manera muy sencilla, utilizando diferentes métodos, que no necesariamente utilicen radiómetros como el utilizado en nuestros estudios. Por ejemplo, a través de la medición de la cobertura del canopeo simplemente estimando el sombreado sobre una regla blanca de 1 m de longitud, colocada en forma diagonal entre las hileras del cultivo a nivel del suelo (Adams y Arkin, 1977). De manera más rápida, puede determinarse la cobertura del canopeo mediante fotografías analizadas de manera digital (Purcell, 2000) y para mediciones en mayor escala, y a través de las diferentes longitudes de onda reflejadas por el canopeo de un cultivo en las regiones del rojo e infrarrojo para identificar áreas con diferente daño sobre la intercepción de radiación y el IAF (Board *et al.*, 2007).

Los modelos basados en atributos ecofisiológicos como los obtenidos en este trabajo, además de ser más extrapolables que otras aproximaciones para diagramar el

manejo de los agentes bióticos, permiten su utilización combinada para valorar el daño acumulado en el área foliar causado por más de una adversidad biológica, las cuales pueden producir un perjuicio económico aun cuando el nivel de infestación de cada plaga este por debajo de su umbral de daño económico (IRRI, 1983). En el actual sistema productivo de soja, la aparición simultánea o secuenciada de adversidades biológicas durante el ciclo del cultivo, es la situación más común. Perotti *et al* (2011) en su estudio del manejo de tres adversidades diferentes (*Anticarsia gemmatalis*, *Cercospora sojina* y *Caliothrips phaseoli*), determinaron que cada una de ellas manejadas en forma individual según sus UD no afectaban el rendimiento, pero si las combinaciones dobles o triples lo que indicaría un efecto sinérgico, el cual era mayor cuando en la interacción intervenía el efecto de la defoliación. Si bien el conocimiento particular de cada adversidad es absolutamente indispensable para comprender su dinámica poblacional y diseñar estrategias de control, la evaluación del daño del cultivo resulta mucho más sencilla, al basarse en una única medición: el porcentaje de intercepción de radiación.

En forma contemporánea al desarrollo de esta tesis, otros estudios bajo condiciones ambientales diferentes, han permitido reforzar la importancia de la intercepción de radiación durante el llenado de los granos. Recientemente, Board *et al* (2010), encontró una fuerte relación curvilínea entre la reducción relativa del rendimiento con la reducción de la intercepción de la radiación. De alguna manera, los sistemas modernos se encuentran más limitados por fuente que en el pasado, ya que los estudios de esta tesis y los de Board *et al.* (2010), muestran disminuciones casi proporcionales a medida que la radiación interceptada es reducida por debajo del 95%, lo que contrasta con estudios previos que sugerían que recién se ocasionarían reducciones significativas del rendimiento con pérdidas de área foliar que se traducen en

un *ca* 80 – 85% de radiación fotosintéticamente activa interceptada (Ingram *et al.*, 1981; Higley, 1992).

6.2 Aceptación o rechazo de hipótesis

6.2.1 Objetivo 1

El primer objetivo de la tesis fue el de cuantificar las reducciones en el rendimiento y sus componentes frente a cambios en la relación fuente/destino, provocados por defoliaciones durante el período de llenado, en cultivares de soja de similar rendimiento y diferente peso promedio de semillas. Esta cuantificación se realizó no sólo para el rendimiento sino para sus dos componentes numéricos principales, el número y el peso de los granos. Los efectos sobre el número de granos no habían sido previstos, ya que los tratamientos se aplicaron cuando, de acuerdo a la bibliografía disponible, este componente ya no debería haber variado. El número de granos estuvo asociado a la intensidad de la defoliación y al momento de aplicación de los tratamientos, pero existió además un efecto genotípico en la sensibilidad para reducir el número de granos. Esta sensibilidad, además, interactuó con el nivel de destinos ya que en este estudio se encontró que en situaciones de bajo nivel de destinos no hubo un efecto de la defoliación sobre el número de semillas, salvo bajo defoliaciones totales.

La primera hipótesis relacionada con este objetivo proponía que “Al producirse defoliaciones tardías, las reducciones en el rendimiento y en el peso de los granos están más asociadas a la relación fuente/destino establecida en el momento de la defoliación, que al nivel de defoliación *per se*.” Esta hipótesis sólo puede ser aceptada parcialmente, ya que este estudio permitió establecer que cuando el cultivo posee un menor nivel de destinos la reducción del nivel de fuente mediante defoliaciones parciales y leves

tendría menor efecto sobre el peso de la semilla que cuando el número final de semillas fue cercano al potencial. Por ejemplo, el área foliar generada por los cultivares utilizados al momento en que fueron aplicados los tratamientos, fue reducida en tal magnitud por el tratamiento de 33% de defoliación que generó reducciones significativas en aquellas situaciones en donde la intercepción de la radiación se redujo en promedio *ca* 13%, sin embargo esa misma reducción de la radiación no presentó pérdidas significativas bajo el menor nivel de destinos. En el experimento 3, la reducción de la radiación interceptada no superó el 10% en los tratamientos con 33% de defoliación y por ende no produjo reducciones significativas del rendimiento. Como era esperable, a medida que se incrementó el nivel de defoliación, mayor fue el efecto relativo sobre el peso de las semillas pero las diferencias asociadas al nivel de destinos no se evidenciarían con defoliaciones muy grandes o totales. Las causas de estas diferencias no están claras y necesitarán ser evaluadas. Además, bajo las relaciones fuente/destino comúnmente observadas en este estudio, la capacidad de compensar una reducción en el número de semillas por incremento del peso de las mismas ante una alta disponibilidad de fuente varió entre un 5 y un 14% entre todos los cultivares, y en términos generales fue mayor en las ramificaciones. Por lo tanto y si bien en la literatura científica se han registrado respuestas muy importantes ante la liberación de fuente por remoción de destinos, los resultados de este estudio sugieren que bajo situaciones de baja fijación de vainas, la capacidad de compensación del rendimiento por aumento del peso de la semilla no superaría el 20%. Los resultados de esta tesis concuerdan parcialmente con lo expuesto por Borrás *et al* (2004), quienes concluyeron que la semilla de soja parece experimentar un alto grado de co-limitación (por fuente y por destino), ya que en este estudio las restricciones por fuente fueron mucho más importantes y no se encontraron sólidas evidencias para apoyar una co-limitación.

La segunda hipótesis propuesta planteaba que “Para una misma reducción de la relación fuente/destino, los genotipos con mayor peso promedio de las semillas, presentarán una mayor reducción de su peso final por efectos de una defoliación tardía”. No se encontraron evidencias para aceptar esta hipótesis. De todas maneras, no se descarta la existencia de otros efectos genotípicos que puedan condicionar la magnitud de las respuestas. En un estudio previo, Haile *et al.* (1998) determinó que el daño por defoliación fue variable entre grupos de madurez y cultivares. En todos los casos, los rendimientos estuvieron directamente relacionados con el índice de área foliar remanente y la intercepción de la radiación del canopeo luego de la defoliación y señaló la necesidad de ajustar los umbrales de daño según grupo de madurez y cultivar. En nuestro estudio, si bien se ajustaron modelos de reducción del rendimiento para todos los cultivares evaluados, también se pudo determinar que los cultivares más precoces (DM 3700 RR y Mireya 4,2 RR) fueron los que presentaron los residuales más elevados, lo cual concuerda en parte con lo sugerido por Haile *et al.* (1998). En INTA Oliveros, Perotti y Gamundi (2006 y 2007) evaluaron la incidencia de la defoliación manual y natural en cultivares determinados e indeterminados sembrados en diferentes espaciamientos y hallaron que los cultivares de los GM III, IV y V tenían la misma tolerancia a la defoliación y a su vez eran menos tolerantes que los cultivares de los GM VI y VII a defoliaciones durante el período reproductivo. Determinaron que los umbrales de daño para el periodo reproductivo debían ser corregidos para el caso de cultivares indeterminados de los GM III, IV y V, independientemente del espaciamiento entre líneas de siembra. Sin embargo, estos umbrales siguen basándose en el nivel de defoliación y Haile *et al.* (1998) demostró claramente que los niveles de daño económico variaban con el cultivar y estaban directamente relacionados a la capacidad de interceptar radiación por el área foliar remanente. Nuestro estudio confirma la

necesidad de conocer la intercepción de radiación remanente y que este sería el indicador más apropiado para estimar los daños en el rendimiento, independientemente de las características genotípicas.

6.2.2 Objetivo 2

El segundo objetivo de esta tesis fue “Determinar los efectos de defoliaciones producidas durante el período de llenado, sobre la dinámica de crecimiento de las semillas”. La duración del llenado de granos ha demostrado estar positivamente correlacionada con el rendimiento por numerosos investigadores (Gay *et al.*, 1980; Smith y Nelson, 1986; Egli *et al.*, 1984; Egli, 2004) sin embargo estudios de simulación y de campo hechos por Salado-Navarro *et al.* (1986) observaron que las correlaciones entre el rendimiento y la duración eran, generalmente no significativas e inconsistentes. Cooper (2003) especulo que el momento y las condiciones ambientales durante el cual se produce el llenado de las semillas es el responsable de estas inconsistencias. En la misma línea, Borrás *et al* (2004) sostuvo que el período para la determinación del número de semillas ocurre con frecuencia con los niveles de radiación solar más altos que los que se producen durante el llenado de la semilla. Y por lo tanto, la disponibilidad potencial de asimilación es mucho más alta durante el período en que la fuerza de los destinos se establece que cuando el llenado de los mismos debe llevarse a cabo. En este estudio, los desequilibrios creados ante alteraciones del nivel de fuente y destinos produjeron respuestas variables entre cultivares, tanto en el número como en el peso de las semillas. Estas respuestas pueden haber estado asociadas no solo al área foliar remanente de cada cultivar (lo cual es un efecto directo del ambiente explorado en etapas tempranas del cultivo sobre el crecimiento y desarrollo) y al nivel de intercepción de la radiación remanente, sino también a las condiciones del ambiente (principalmente

radiación y precipitaciones) durante el crecimiento de las semillas. Y, por lo tanto, era esperable que las diferencias estuviesen asociadas a cambios en la duración del llenado.

De esta forma, la primera hipótesis proponía que “Defoliaciones producidas a mediados del llenado modifican más la duración del período de llenado que la tasa de crecimiento de las semillas”. Esta hipótesis se rechaza, ya que en las dos posiciones del tallo principal en las que se evaluó la dinámica del llenado de las semillas, las modificaciones en la disponibilidad por fuente mediante defoliaciones y desvainado provocaron principalmente una mayor modificación de la tasa de crecimiento de las semillas respecto a la duración del llenado efectivo. En esta tesis ante el aumento de asimilados por semilla por desvainado, siempre se detectaron incrementos en la tasa de crecimiento de las semillas. En aquellos casos que existió ausencia de respuesta en la tasa de crecimiento de las semillas y se registró un incremento de la duración del llenado de las mismas, no se presentaron incrementos en el tamaño de la semilla y por ende en el rendimiento. Con un fuerte respaldo documentado en la literatura, se sostiene que las condiciones ambientales (temperatura, radiación, disponibilidad hídrica) durante el período de floración y fijación de vainas, pueden generar variaciones en el número de células cotiledonares y por ende en la tasa de crecimiento de las semillas, estableciendo un tope en la capacidad de incremento en el peso de las semillas ante el aumento de fuente durante el llenado de las mismas. Sin embargo, en este estudio la tasa pudo aumentar, ante el incremento de fuente, o disminuir por defoliaciones, aun cuando las semillas se encontraban en activo crecimiento. Por lo tanto, no se presentaron limitaciones por destinos, y si bien no se midieron concentraciones de sacarosa en las semillas, el incremento de la tasa de crecimiento por un lado y el incremento marginal en la duración del llenado, denotan que las semillas no se encontrarían creciendo a niveles críticos de sacarosa. Esto les permitió, asimismo, incrementar el contenido de

agua de las semillas, en todos los niveles de defoliación excepto bajo una defoliación total. El hecho de que los experimentos se hayan realizado bajo condiciones sin limitaciones hídricas sugiere la posibilidad de que los cultivares hayan expresado su potencialidad genética en el número de células cotiledonares y, por ende, los tratamientos aplicados afectaron la capacidad de incrementar, principalmente, la expansión de dichas células.

La segunda hipótesis planteaba que “A medida que se reduce la relación fuente/destino, se adelanta el momento en el que las semillas alcanzan su máximo contenido de agua, reduciendo, consecuentemente, su tamaño final”. Esta hipótesis es aceptada, ya que fue una respuesta consistente, a través de cultivares y experimentos; no solo las defoliaciones adelantaron en el tiempo el momento en el que las semillas alcanzaron su máximo contenido de agua sino que el desvainado permitió un mayor ingreso de agua a la semilla y retrasó el momento en el cual se alcanzó el máximo contenido. La plasticidad en el momento en que se maximiza el contenido de agua y la constancia de la relación entre este parámetro y el tamaño final de la semilla ponen en evidencia la capacidad del cultivo de responder cuantitativamente a cambios en el nivel de fuente aún durante etapas avanzadas del llenado.

6.2.3 Objetivo 3

El tercer y último objetivo de la tesis fue el de “Estimar el aporte de la removilización aparente de reservas en el llenado de granos frente a cambios en la relación fuente/destino, a partir de R6, para genotipos de soja del GM III y IV. “

De acuerdo a los resultados obtenidos, se rechaza la primera hipótesis, que sostenía que “A medida que se reduce la relación fuente/destino se incrementa la movilización de reservas desde órganos vegetativos”. Dentro de cada genotipo y condición ambiental la

removilización de reservas se mantuvo relativamente constante. Esto concuerda con la caída sostenida del peso de las semillas cuando se reduce la intercepción de la radiación y pone en evidencia la necesidad de cuantificar las condiciones genotípicas y ambientales que favorecen la contribución de reservas, aun bajo buenas condiciones durante la fase de llenado.

Finalmente, se acepta la segunda hipótesis que planteaba que “Frente a un mismo cambio en la relación fuente/destino producida por defoliación, existe una respuesta diferencial de los genotipos en reducir el peso final de las semillas, que determina su capacidad de sostener la tasa y duración del llenado mediante la movilización de reservas.” Los resultados obtenidos sugieren la existencia de variabilidad genotípica en la capacidad de removilizar reservas; la relación de esto con otros mecanismos de la planta, incluso con su capacidad de sostener el número de los granos, debe aún evaluarse.

Otro de los aportes de este estudio fue lograr una cuantificación de la contribución de las reservas al sostenimiento parcial del peso de las semillas frente a reducciones en la fotosíntesis tardía en el cultivo de soja, sin dejar de lado el hecho de que la aproximación utilizada para estimar la misma es imperfecta por no haberse considerado las pérdidas de peso en los órganos por respiración.

6.3 Perspectivas

Esta tesis no solo permitió poner a prueba las hipótesis inicialmente propuestas sino que sus resultados permiten la formulación de nuevas preguntas relacionadas no solo con las respuestas a defoliaciones sino con los mecanismos de definición del rendimiento.

Por un lado, las pérdidas en el rendimiento por defoliaciones incluyeron caídas en el número de granos, que no solo estuvieron asociados al momento de aplicación de los tratamientos sino a la intensidad de la defoliación. Esto permite suponer que los reales límites del período crítico para la definición del rendimiento no son rígidos, en términos fenológicos, sino que se encuentran asociados a la sensibilidad diferencial de los órganos reproductivos al estrés de asimilados. Así, por ejemplo, un estrés leve (baja defoliación, o moderada disminución del nivel de destinos) no afectaría a las vainas que ya han logrado establecer su máximo tamaño, y por lo tanto la sensibilidad del número de vainas finalizaría en el momento en que la mayoría de las vainas han alcanzado dicho estado. Esto es, pocos días después de R5 (Egli y Bruening, 2006). Pero puesto que las vainas con máxima longitud pueden abortar cuando el estrés de asimilados es severo, el final del período crítico ocurriría más tarde. Experimentos con sombreos de diferente intensidad, en los cuales se evalúe con mucho detalle la dinámica y elongación de las vainas, serían la aproximación más sencilla para probar esta hipótesis. Sin embargo, y principalmente en el caso de la respuesta observada a la defoliación total, no puede descartarse que exista un efecto adicional al estrés de asimilados. Una defoliación total suma, además de la pérdida de la mayor parte del reservorio de N, cambios en la temperatura del canopeo. Resultados recientes (Molino, J., 2011) muestran cómo el estrés por alta temperatura provoca el aborto de vainas que ya han progresado en su elongación. Estos efectos deberían evaluarse en experimentos adicionales.

Un aspecto importante para evaluar en investigaciones futuras es la aplicabilidad de los modelos estimados bajo diferentes situaciones de campo. Los cultivos utilizados en las tres experimentos fueron todos regados y mantenidos libres de limitaciones, con lo que se logró un nivel de IAF muy elevado en la situación control,

que se utilizó como referencia para estimar los modelos, aún en los cultivares de ciclo mas corto. Esta situación no es la más probable en el campo, ya que las limitaciones al IAF y al número de granos fijado son generales. Debería evaluarse, entonces, la validez de los modelos bajo condiciones con diferente IAF logrado al momento de la defoliación. No obstante, los resultados obtenidos en esta tesis, en la que se encontraron relaciones diferentes e incluso más exigentes, para cultivos con bajo número de semillas sugiere que poco después de R5 los cultivos ya han ajustado su tamaño potencial de semillas, acorde con el número de vainas establecidos, y por lo tanto cualquier reducción en el crecimiento impactará negativamente en el peso final obtenido. Puede, asimismo, intentarse calcular un estimador del tamaño potencial, a partir de la relación que se conoce en otras especies, en las cuales existe una relación entre el peso potencial y la tasa de crecimiento por planta y por unidad de semilla en etapas previas al llenado efectivo (Gambin *et al.*, 2006). Considerando que el tamaño potencial está asociado a la tasa de crecimiento de las semillas (Egli, 1998) y en nuestros estudios éste fue el parámetro más afectado por las defoliaciones, este modelo permitiría estimar el peso esperado de las semillas y cuantificar la magnitud de la merma por defoliación.

Finalmente, en estos estudios surgieron algunas características genotípicas, como la sensibilidad a modificar el número de semillas, la duración del llenado o la removilización de reservas que no habían sido analizadas pero que, aparentemente, pueden tener una contribución en regular las caídas del rendimiento frente a limitaciones por fuente. Hay evidencias de que el mejoramiento en soja ha tendido a reducir las limitaciones por fuente (Kumudini, 2002), pero los mecanismos responsables de estas diferencias no están claros. Por lo tanto, esta tesis sugiere que es probable que alguna de las tres características arriba mencionadas puedan presentar variabilidad genética y, por lo tanto, pueden ser utilizados para mejorar el

comportamiento de los cultivos. Esta mejora no solo sería valiosa para condiciones de adversidades que produzcan defoliaciones sino también para condiciones de apropiadas condiciones de crecimiento que, como se encontró en este estudio, también presentan fuertes limitaciones por fuente al crecimiento de las semillas.

BIBLIOGRAFIA

- Adams, J. y Arkin, G. 1977. A light interception method for measuring row crop ground cover. *Soil Science Society of America Journal*. 41: 789 – 792.
- Allen, L.H.Jr., Vu, J.C.V., Valle, R.R., Boote, K.J. y Jones, P.H. 1988. Nonstructural carbohydrates and nitrogen of soybean grown under carbon dioxide enrichment. *Crop Science* 28: 84 - 94.
- Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D. y Smith, M., 2006. Evapotranspiración de cultivo. Estudio FAO Riego y drenaje 56. Organización de las naciones unidas para la agricultura y la alimentación. Roma 2006.
- Álvarez, R. y Steinbach, H., 2009. A review of the effects of tillage systems on some soil physical properties, water content, nitrate availability and crops yield in the Argentine Pampas. *Soil & Tillage Research* 104, 1-15.
- American Association of Cereal Chemist (AACC). 2000 Approved methods of the AACC. 10th ed. Am. Assoc. Cereal Chemist, St. paul, MN.)
- Andrade, F.H. 1995. Analysis of growth and yield of maize, sunflower and soybean grown at Balcarce, Argentina. *Field Crops Research* 41: 1-12.
- Andrade, F.H. y Ferreiro, M.A. 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Research* 48: 155 - 165.
- Andrade, F.H., Calviño, P., Cirilo, A. y Barbieri, P. 2002. Yield response to narrow rows depends on increased radiation interception. *Agronomy Journal* 94: 975 - 980.

- Andriani, J.M. 1999. Coeficientes de cultivo para soja de distinta época de siembra. Mercosoja 1999. Resumen de trabajos y conferencias presentadas, Rosario, Argentina. Ecofisiología y Climatología. Pág. 1.
- Andriani, J.M. 2000. Crecimiento de las raíces de los principales cultivos extensivos en suelos Argiudoles de la provincia de Santa Fe. Para Mejorar la Producción 13, El Agua en los Sistemas Productivos. INTA EEA Oliveros, Santa Fe, Argentina.
- Andriani, J.M. 2006. Contenido de agua útil de los principales suelos Argiudoles y Hapludoles del sur de Santa Fe. XX Congreso Argentino de Ciencias del Suelo y I reunión de Suelos de la Región Andina, Resúmenes, Salta-Jujuy, Argentina, pp 94.
- Andriani, J.M. 2012. Desarrollo del software de balance hídrico de cultivos extensivos “Bahícu”. Actas del XIX Congreso Latinoamericano de la Ciencia del Suelo y XXIII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, 16 al 20 de abril de 2012. Mar del Plata, Argentina.
- Andriani, J.M. y Bodrero, M.L. 1995. Respuesta de los cultivares de soja a la disponibilidad hídrica. Para mejorar la producción campaña 1995/96: Artículo N° 3.
- Andriani, J.M., Andrade, F.H., Suero, E.E. y Dardanelli, J.L., 1991. Water deficits during reproductive growth of soybeans. I. Their effects on dry matter accumulation, seed yield and its components. *Agronomie* 11: 737 - 746.
- Ball, R.A, Purcell, L.C. y Vories, E. 2000. Optimizing soybean plant population for a short-season production system in the southern USA. *Crop Science* 40: 757 - 764.
- Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G. y Shpiler, L. 1994. Stem reserve mobilization supports wheat grain filling under heat stress. *Australian Journal Plant Physiol.* 21: 771 - 781.

- Board, J.E. 2004. Soybean Cultivar Differences on Light Interception and Leaf Area Index during Seed Filling. *Agronomy Journal* 96: 305 - 310.
- Board, J.E. y Harville, B.G. 1993. Soybean yield component responses to light interception gradient during the reproductive period. *Crop Science* 33: 772 - 777.
- Board, J.E. y Harville, B.G. 1998. Late-Planted soybean response to reproductive source/sink stress. *Crop Science* 38: 763 - 771.
- Board, J.E. y Tan, Q. 1995. Assimilatory capacity effects on soybean yield components and pod number. *Crop Science* 35: 846 - 851.
- Board, J.E., Wier, A.T. y Boethel, D.J. 1994. Soybean yield reductions caused by defoliation during mid to late seed filling. *Agronomy Journal*. 86: 1074 - 1079.
- Board, J.E., Wier, A.T. y Boethel, D.J. 1995. Source strength influence on Soybean yield formation during early and late reproductive development. *Crop Science* 35: 1104 - 1110.
- Board, J.E., Wier, T. y Boethel, D.J. 1997. Critical light interception during seed filling for insecticide application and maximum soybean yield. *Agronomy Journal* 89: 369 - 374.
- Board, J.E., Maka, V., Price, R., Knight, D., y Baur, M.E. 2007. Development of vegetation indices for identifying insect infestations in soybean. *Agronomy Journal* 99: 650 - 656.
- Board, J.E., Kumudini, S., Omielan, E, Priory Kahlon, C.S. 2010. Yield response of soybean to partial and total defoliation during the seed-filling period. *Crop Science* 50: 703 - 712.
- Bodrero, M., Enrico, J.M., Martignone, R. y Nicola, P. 2002. Comportamiento de cultivares de soja en fechas de siembras tempranas y normal. Para mejorar la Producción N° 24: 55- 61.

- Borrás, L., Slafer, G.A. y Otegui, M.E. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crop Research* 86: 131 - 146.
- Borrás, L. y Westgate, M.E. 2006. Predicting maize kernel sink capacity early in development. *Field Crops Research* 95: 223 - 233.
- Borrás, L., Westgate, M.E. y Otegui, M.E. 2003. Control of kernel weight and kernel water relations by post-flowering source-sink ratio in maize. *Annals of Botany* 91: 857 - 867.
- Bray, R.H. y Kurtz, L.T. 1945. Determination of total, organic, and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science* 59:39-45.
- Brim, C.A. y Burton, J.W. 1979. Recurrent selection in soybean. II. Selection for increased protein in seeds. *Crop Science* 19: 494 - 498.
- Brocklehurst, P.A. 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature (London)* 266: 348 - 349.
- Bruening, W.P. y Egli, D.B. 1999. Relationships between Photosynthesis and Seed Number at Phloem Isolated Nodes in Soybean. *Crop Science* 39: 1769 - 1775.
- Calviño, P.A., Sadras, V.O. y Andrade, F.H. 2003a. Development, growth and yield of late-sown soybeans in the southern Pampas. *European Journal of Agronomy* 19: 265 - 275.
- Capristo, P.R., Rizzalli, R.H. y Andrade, F.H. 2007. Ecophysiological Yield Components of Maize Hybrids with Contrasting Maturity. *Agronomy Journal* 99: 1111 - 1118.
- Capurro, J., Bodrero, M.L. y Enrico, J.M. 2003. Espaciamiento en soja de primera y segunda época de siembra en Armstrong y Cañada de Gómez. Para mejorar la Producción N° 27: 71 - 74.

- Carlson, J.B. y Lersten, N.R. 1987. Morphology. In: Wilcox (Ed). Soybeans: improvement, production and uses, 2nd. Edition, Agronomy Monograph 16. Pp: 99 -134. ASA CSSA SSA, Madison, WI.
- Caviness, C.E. y Thomas, J.D. 1980. Yield reduction from defoliation of irrigated and non-irrigated soybeans. *Agronomy Journal* 72: 977 - 980.
- Chapin, F.S., Schulze, E.D. y Mooney, H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 423 - 447.
- Charles-Edwards, D.A. 1982. Physiological determinants of crop growth. Ac. Press Aust, NSW, 161 pp.
- Chesnin, L. y Yien, C.H. 1950. Turbidimetric determination of available sulphate- *Soil Science Society American Proceedings* 15:149 - 151
- Cochrane, M.P., y Duffus, C.M. 1983. Endosperm cell number in cultivars of barley differing in grain weight. *Annals of Applied Biology* 102: 177 - 181.
- Cooper, R.L., 2003. A delayed flowering barrier to higher soybean yields. *Field Crops Research* 82: 27 - 35.
- Cruz-Aguado, J.A., Rodés, R., Pérez, I.P. y Dorado, M. 2000. Morphological characteristics and yield components associated with accumulation and loss of dry mass in the internodes of wheat. *Field Crops Res.* 66: 129 - 139.
- Dardanelli, J.L., Severina, I. y Andriani, J.M. 2010. Funcionalidad de las raíces y agua del subsuelo: su rol en la optimización del riego suplementario. En: 1° Seminario Internacional de riego en cultivos y pasturas. Montevideo, Uruguay. Pp: 19 - 28.
- Dardanelli, J.L., Suero, E.E., Andrade, F.H. y Andriani, J.M. 1991. Water deficits during reproductive growth of soybeans, II: Water use and water deficiency indicators. *Agronomie* 11: 747 - 753.

- Davies, D.R. 1975. Studies of seed development in *Pisum sativum*. I. Seed size. *Planta* 124: 297 - 302.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M. y Robledo C.W. Info-Gen, 2007p. Software para estadística genómica y aplicaciones en mejoramiento genético. Estadística y Biometría. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL www.info-gen.com.ar
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M. y Robledo C.W. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dunphy, E.J. y Hanway, J.J. 1976. Water-soluble carbohydrate accumulation in soybean plants. *Agronomy Journal* 68: 697 - 700.
- Edwards, J.T. y Purcell, L.C. 2005. Soybean yield and biomass responses to increasing plant population among diverse maturity groups: I. Agronomic Characteristics. *Crop Science* 45: 1770 - 1777.
- Ehdaie B., Alloush G.A. y Waines J.G. 2008. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Research*: 34 - 43.
- Egli, D.B. 1975. Rate of accumulation of dry weight in seed of soybeans and its relationship to yield. *Can. Journal Plant Science* 55: 215 - 219.
- Egli, D.B. 1981. Species differences in seed growth characteristics. *Field Crop Research* 4: 1 - 12.
- Egli, D.B. 1990. Seed Water Relations and the Regulation of the Duration of Seed Growth in Soybean. *Journal of Experimental Botany* 41: 243 - 248.
- Egli, D.B. 1993. Cultivar maturity and potential yield of soybean. *Field Crops Research* 32: 147 -158.

- Egli, D.B. 1997. Cultivar maturity and response of soybean to shade stress during seed filling. *Field Crops Research* 52: 1 - 8.
- Egli, D.B. 1998. Seed biology and the yield of grain crops. CAB International, Wallingford, UK. 178 pp.
- Egli, D.B. 1999. Variation in leaf starch and sink limitations during seed filling in Soybean. *Crop Science* 39: 1361 - 1368.
- Egli, D.B. 2004. Seed-fill duration and yield of grain crops. *Advances in Agronomy* 83: 243 - 279.
- Egli, D.B. 2006. The role of seed in the determination of yield of grain crops. *Australian Journal of Agricultural Research* 57: 1237 - 1247.
- Egli, D.B. 2010. Soybean reproductive sink size and short-term reductions in photosynthesis during flowering and pod set. *Crop Science* 50: 1971 - 1977.
- Egli, D.B. 2010. SOYPOD: A model of fruit set in soybean. *Agronomy Journal* 102: 39 - 47.
- Egli, D.B. 2011. Time and the productivity of agronomic crops and cropping systems. *Agronomy Journal* : 743 - 750.
- Egli, D.B. y Bruening, W.P. 2001. Source-sink Relationship, Seed Sucrose Levels and Seed Growth Rates in Soybean. *Annals of Botany* 88: 235 - 242.
- Egli, D.B. y Bruening, W.P. 2003. Increasing sink size does not increase photosynthesis during seed filling in soybean. *European Journal of Agronomy* 19: 289 - 298.
- Egli, D.B. y Bruening, W.P. 2004. Water stress, photosynthesis, seed sucrose levels, and seed growth in soybean. *Journal of Agricultural Science* 142: 1-8.
- Egli, D.B. y Bruening, W.P. 2006. Fruit development and reproductive survival in soybean: Position and age effects. *Field Crops Research* 98: 195 - 202.

- Egli, D.B. y Bruening, W.P. 2007a. Accumulation of nitrogen and dry matter by soybean seeds with genetic differences in protein concentration. *Crop Science* 47: 359 - 366.
- Egli, D.B. y Bruening, W.P. 2007b. Nitrogen accumulation and redistribution in soybean genotypes with variation in seed protein concentration. *Plant Soil* 301: 165 - 172.
- Egli, D.B. y TeKrony, D.M.. 1997. Species differences in seed water status during seed maturation and germination. *Seed Science Research* 7: 3 - 11.
- Egli, D.B. y Wardlaw, I.F. 1980. Temperature response of seed growth characteristics of soybean. *Agronomy Journal* 72: 560 - 564.
- Egli, D.B. y Crafts-Brandner, S.J. 1996. Photoassimilate distribution in plants and crops. Soybean: 595 - 623. In: Zamski E., Schaffer A.A., eds.. New York: Marcel Dekker Inc.
- Egli, D.B. y Leggett, J.E. 1976. Rate of dry matter accumulation in soybean seeds with varying sourcing ratios. *Agronomy Journal* 68: 371 - 374.
- Egli, D.B. y Zhen-Wen, Y. 1991. Crop growth rate and seeds per unit area in Soybean. *Crop Science* 31: 439 - 442.
- Egli, D.B., Leggett, J.E. y Cheniae, A. 1980. Carbohydrate levels in soybeans leaves during reproductive growth. *Crop Science* 20: 468 - 473.
- Egli, D.B., Orf, J.H., y Pfeiffer, T.W. 1984. Genotypic variability for duration of seedfill in soybean. *Crop Science* 24: 587 - 592.
- Egli, D.B., Fraser, J., Leggett, J.E. y Poneleit, C.G. 1981. Control of Seed Growth in Soya Beans [*Glycine max* (L) Merrill]. *Annals of Botany* 48: 171 - 176.
- Egli, D. B., Guffy, R. D., Meckel, L.W. y Leggett, J. E. 1985. The effect of source-sink alterations on soybean seed growth. *Annals of Botany* 55: 395 - 402.

- Egli, D.B., Ramseur, E.L., Zhen-wen, Y. y Sullivan, H. 1989. Source-sink alterations affect the number of cells in Soybeans cotyledons. *Crop Science* 29: 732 - 735.
- Egli, D.B., Meckel, L., Phillips, R.E., Radcliffe, D. y Leggett, J.E. 1983. Moisture stress and N redistribution in soybean. *Agronomy Journal* 75:1027-1031.
- Egli, D.B., Wiralaga, R.A., Bustamam, T., Zhen-Wen, Y., y TeKrony, D.M. 1987. Time of flower opening and seed mass in soybean. *Agronomy Journal* 79: 697 - 700.
- Enrico, J.M. y Bodrero, M.L. 2005. Comportamiento de cultivares en diferentes fechas de siembra. Para mejorar la producción Soja: 49 - 57.
- Enrico, J.M., Bodrero, M.L. y Gentili, O. 2006. Comportamiento de cultivares en de soja en siembras de primera en Oliveros y Sanford. Para mejorar la producción Soja: 27 - 35.
- Fehr, W.R. y Caviness, C.E. 1977. Stages of Soybean Development. Special Report 80. Iowa State University, Ames. IA.
- Fehr, W.R., Lawrence, B.K. y Thompson, T.A. 1981. Critical stages of development for defoliation of soybean. *Crop Science* 21: 259 - 262.
- Flenet, F., Kiniry, J.R., Board, J.E., Westgate, M.E. y Reicosky, D.C. 1996. Row Spacing Effects on Light Extinction Coefficients of Corn, Sorghum, Soybean, and Sunflower. *Agronomy Journal* 88: 185 - 190.
- Franceschi, V.R., Wittenbach, V.A. y Giaquinta, R.T. 1983. Paravenial mesophyll of soybean leaves in relation to assimilate transfer and compartmentation. III Immunohistochemical localization of specific glycopeptides in the vacuole after depodding. *Plant Physiology*. 72: 586 - 589.
- Fraser, J., Egli, D.B. y Leggett, J.E. 1982. Pod and seed development in soybean cultivars with differences in seed size. *Agronomy Journal* 74: 81 - 85.

- Gallagher, J.N. y Biscoe, P.V. 1978. Radiation absorption, growth and yield of cereals. *Journal of Agricultural Science* 91: 47 - 60.
- Gambín, B.L. y Borrás, L. 2007. Plasticity of sorghum kernel weight to increased assimilate availability. *Field Crops Research* 100: 272 - 284.
- Gambín, B.L., Borrás, L. y Otegui, M.E. 2008. Kernel weight dependence upon plant growth at different grain-filling stages in maize and sorghum. *Australian Journal of Agricultural Research* 59: 280 - 290.
- Gambín, B.L., Borrás, L. y Otegui, M.E., 2005. Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* 95: 316 - 326.
- Gamundi, J.C., Massaro, R.A., Molinari, A.M. y Massiero, B., 1981. Efecto de la defoliación artificial en soja sobre el rendimiento y sus componentes. Reuniones técnicas Nacionales VII de Soja y IV de Girasol, Resúmenes I: 84. Córdoba, 14-16 octubre 1981, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba.
- Gamundi, J.C., Andrian, M., Lago, M. y Craviotto, R. 2004. Incidence of stink Bugs on the quality of soybean seeds in indeterminate early maturing variety sown in different rows widths. In III Congreso Mundial de Soja - Foz de Iguazú (Brasil), 29 Abstracts of contributed papers and posters. pp: 220 - 228.
- Gamundi, J.C., Perotti, E, Molinari, A., Manlla A. y Quijano, A. Evaluación del daño de trips *Caliothrips phaseoli* (Hood) en soja. Libro de resúmenes VI Congreso Argentino de Entomología, San Miguel de Tucumán, 12-15 de septiembre de 2005.
- Gay, S., Egli, D.B. y Reicosky, D.A. 1980. Physiological aspects of yield improvement in soybeans. *Agronomy Journal* 72: 387 - 391.
- Gebbing, T. y Schnyder, H. 1999. Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat. *Plant Physiology*. 121, 871- 878.

- Goli, A. y Weaver, D.B. 1986. Defoliation responses of determinate and indeterminate late-planted soybeans. *Crop Science* 26: 156 - 159.
- Grasshoff, C. y d'Antuono, L.F. 1997. Effect of shading and nitrogen application on yield, grain size distribution and concentrations of nitrogen and water soluble carbohydrates in malting spring barley (*Hordeum vulgare* L.) *European Journal of Agronomy* 6: 275 - 293.
- Guldan, S.J. y Brun, W.A. 1985. Relationship of cotyledon cell number and seed respiration to soybean seed growth. *Crop Science* 25: 815 - 819.
- Haile, F.J., Higley, L.G. Specht, J.E. 1998. Soybean cultivars and insect defoliation: yield loss and Economic Injury Levels. *Agronomy Journal*. 90: 344 - 352.
- Hall, A.J., Connor, D.J. y Whitfield, D.M. 1990. Contribution of pre-anthesis assimilation to grain filling in irrigated and water stressed sunflower crops. II. Estimates from a carbon budget. *Field Crops Research* 24: 273 - 294.
- Hammond, R.B., Higley, L.G., Pedigo, L.P., Bledsoe, L., Spomer, S.M. y DeGooyer T.A. 2000. Simulated insect defoliation on soybean: influence of row width. *Journal of Economic Entomology* 93: 1429 - 1436.
- Hartwig, E.E. y Edwards, C.J. 1970. Effects of morphological characteristics upon seed yield in soybeans. *Agronomy Journal* 62: 64 - 65.
- Herbert, S.J., y Litchfield, G.V. 1982. Partitioning soybean yield components. *Crop Science* 22: 1074 - 1079.
- Herbert, D.A. Jr., Mack, T.P., Bachman P.A. y Rodriguez-Kabana, R. 1992. Validation of a model for estimating leaf-feeding by insect in soybean. *Crop Protection* 92: 27 - 34.
- Helms, T.C. y Orf, J.H. 1998. Protein, oil and yield of soybean lines selected for increased protein. *Crop Science* 38: 707 - 711.

- Higgins, R.A., Pedigo, L.P. y Staniforth, D.W. 1984. Effects of velvetleaf competition and defoliation simulating a green cloverworm (Lepidoptera:*Noctuidae*) outbreak in Iowa on indeterminate soybean yield, yield components, and economic decision levels. *Environmental Entomology*, College Park, N°4: 917 - 925.
- Higley, L.G. 1992. New understandings of soybean defoliation and their implication for pest management. In L.G. Copping, M.B. Green and R.T. Rees [eds.], *Pest Management in Soybean*. Elsevier Science Publishers, London.
- Hume, D.J. y Criswell, J.G. 1973. Distribution and utilization of ¹⁴C-labelled assimilates in soybeans. *Crop Science* 13: 519 - 524.
- Hutchins, S.H., Higley, L.G. y Pedigo, L.P. 1988. Injury equivalency as a basis for developing multiple-species economic injury levels. *Journal of Economic Entomology* 81: 1 - 8.
- Incoll, L.D., Borrell, A.K., Simpson, R.J. y Dalling, M.J. 1989. Partitioning of Dry Matter and the Deposition and Use of Stem Reserves in a Semi-dwarf Wheat. *Crop. Annals of Botany* 63: 527 - 539.
- Ingram, K.T., Herzog, D.C., Boote, Jones, J.W. y Barfield, C.S. 1981. Effects of defoliating pests on Soybean canopy CO₂ exchange and reproductive growth. *Crop Science* 21: 961 - 968.
- IRRI-International Rice Research Institute. 1983. Annual report for 1982. Manila, Philippines.
- Ishibashi, T., Sneller, C.H. y Shannon, G. 2003. Soybean Yield Potential in the Ultra-Short-season Production System. *Agronomy Journal* 95: 1082 - 1087.
- Jandel Scientific, 2000. Table Curve V 5. User's Manual Version 5.0. AISN Software. Jandel Scientific, Corte Madera, CA.

- Jenner, C.F. y Rathjen, A.J. 1977. Supply of Sucrose and Its Metabolism in Developing Grains of Wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 4: 691 - 701
- Jiang, H. y Egli, D.B. 1993. Shade induced changes in flower and pod number and flower and fruit abscission in soybean. *Agronomy Journal* 85: 221 - 225.
- Jiang, H. y Egli, D. B. 1995. Soybean seed number and crop growth rate during flowering. *Agronomy Journal* 87: 264 - 267.
- Jones, R.J., Roessler, J. y Outtar, S. 1985. Thermal environment during endosperm cell division in maize. Effects on number of endosperm cells and starch granules. *Crop Sci.* 25: 830 - 834.
- Kantolic, A.G. y Slafer, G.A. 2001. Photoperiod sensitivity after flowering and seed number determination in indeterminate soybean cultivars. *Field Crops Research* 72: 109 - 118.
- Kantolic, A.G. y Slafer, G.A. 2005. Reproductive development and yield components in indeterminate soybean as affected by post-flowering photoperiod. *Field Crops Research* 93: 212 - 222.
- Kantolic, A.G. y Slafer, G.A. 2007. Development and seed number in indeterminate soybean as affected by timing and duration of exposure to long photoperiod after flowering. *Annals of Botany* 99: 925 - 933.
- Kantolic, A.G., Giménez, E, de la Fuente, E. 2003. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en soja. En: E.H. Satorre, R.L. Benech A., G.A. Slafer, E. B. de la Fuente, D.J. Miralles, M.E. Otegui, R. Savin (eds.), *Producción de Cultivos de Granos: Bases Funcionales para su Manejo*. Editorial Facultad de Agronomía
- Kiniry, J.R., Wood, C.A., Spanel, D.A. y Bockholt, A.J. 1990. Seed weight response to decreased seed number in maize. *Agronomy Journal* 54: 98 - 102.

- Klubertanz, T.H., Pedigo, L.P. y Carlson, R.E. 1996. Reliability of yield models of defoliated soybean based on leaf area index versus leaf area removed. *Journal of Economic Entomology* 89: 751 - 756.
- Kogan, M. y Turnispseed, S.G. 1980. Soybean growth and assessment of damage by arthropods, pp. 3 - 29. In M. Kogan and D.C. Herzog [eds.] *Sampling Methods in Soybean Entomology*. Springer-Verlag, New York.
- Kollman, G.E., Streeter, J.G., Jeffers, D.L. y Curry, R.B. 1974. Accumulation and distribution of mineral nutrients, carbohydrates and dry matter in soybeans plants as influenced by reproductive sink size. *Agronomy Journal* 66: 549 . 554.
- Kumudini, S., Hume, D.J. y Chu, G. 2001. Genetic improvement in short seasons soybeans; dry matter accumulation, partitioning and leaf area duration. *Crop Science* 41: 391 - 398.
- Kumudini, S., 2002. Trials and tribulations: a review of the role of assimilate supply in soybean genetic yield improvement. *Field Crops Research* 75: 211 - 222.
- Kumudini, S., Hume, D.J. y Chu, G. 2002. Genetic Improvement in Short-Season Soybeans: II. Nitrogen Accumulation, Remobilization, and Partitioning. *Crop Science* 42:141 - 145.
- Larson, E.M., Hesketh, J.D., Woolley, J.T. y Peters, D.B. 1981. Seasonal variations in apparent photosynthesis among plant stands of different soybeans cultivars. *Photosynthesis Research* 2: 3 - 20.
- Lawn, R.J. 1989. Agronomic and physiological constraints to the productivity of tropical grain legumes and prospects for improvements. *Experimental Agriculture* 25: 509-528.
- Lawn, R.J. y Brun, W.A. 1974. Symbiotic nitrogen fixation in soybeans, I. Effect of photosynthetic source/sink manipulations. *Crop Science* 14: 11 - 16.

- Liu, K., 1999. Soybeans. Chemistry, Technology and Utilization, New York: Aspen Publishers Inc.
http://books.google.com/books?id=Plmi4WfHos4C&pg=PA218&hl=es&source=gb_s_toc_r&cad=3#v=onepage&q&f=false
- Liu, X. B., Herbert, S. J., Hashemi, A. M., Litchfield, G. V., Zhang, Q. Y. y Barzegar, A. R. 2006. Responses of Soya bean Yield and Yield Component Distribution across the Main Axis under Source-Sink Manipulation. Journal Agronomy & Crop Science 192: 140 - 146.
- Macor, L. y Bodrero, M.L. 1985. Comportamiento de cultivares de soja en Oliveros. Información para Extensión N° 38. Ed. EEA INTA Oliveros.
- Malone, S.M. 2001. Assessment of Soybean Leaf Area for Redefining Management Strategies for Leaf-Feeding Insects. Tesis Doctoral presentada en el Virginia Tech Tidewater Agricultural Research and Extension Center en Suffolk, Virginia. USA.
- Massaro, R. 2005. Instrumentación del control integrado de plagas. Una historia de 25 años en el área pampeana. Para mejorar la Producción N° 30: 64 - 67.
- Mathew, J. P., Herbert, S. J., Zhang, S. H., Rautenkranz, A. A. F. y Litchfield, G. V. 2000. Differential response of soybean yield components to the timing of light enrichment. Agronomy Journal 92: 1156 - 1161.
- McAllister, D.F. y Krober, O.A. 1958. Response of soybeans to leaf and pod removal. Agronomy Journal 50: 674 - 676.
- Meckel, D., Egli, D.B., Phillips, R.E., Radcliffe, D. y Leggett, J.E. 1984. Effects of moisture stress on seed growth in soybeans. Agronomy Journal 76: 647 - 650.
- Mendez, J., Bodrero, M.L., Regis, C. y Andriani, J. 2000. Influencia de la fecha de siembra y estructura del cultivo sobre el comportamiento de cultivares de distinto

ciclo en las localidades de Classon y Runciman. Para mejorar la Producción 18: 75 - 80.

Miceli, F., Crafts-Brandner, S.J. y Egli, D.B. 1995. Physical restriction of pod growth alters development of soybean plants. *Crop Science* 35: 1080 - 1085.

Miceli, F., Zerbi, G. and Scalet, M. 2000. Non destructive limits to seed growth and leaf protease activities in nodulating and non-nodulating soybean Isolines. *Journal Agronomy and Crop Science* 184: 23 - 31.

Millet, E. y Pinthus, M.J. 1984. The association between grain volume and grain weight in wheat. *Journal of Cereal Science* 2: 31 - 35.

Molino, J. 2011. Estrés térmico por alta temperatura en soja (*Glycine max* (L.) Merr.): análisis de la dinámica de producción y fijación de vainas y su efecto sobre la determinación del rendimiento. M.S. thesis, Universidad de Buenos Aires.

Munier-Jolain, N.G. Ney, B. y Duthion, C. 1996. Termination of seed growth in relation to nitrogen content of vegetative parts in soybean plants. *European Journal of Agronomy* 5: 219 - 225.

Munier-Jolain, N. G, Munier-Jolain, N.M., Roche, R., Ney, B. y Duthion, C. 1998a. Seed growth rate in grain legumes I. Effect of assimilate availability on seed growth rate. *Journal of Experimental Botany* 49: 1963 - 1969.

Munier-Jolain, N.G y Ney, B. 1998b. Seed growth rate in grain legumes II. Seed growth rate depends on cotyledon cell number. *Journal of Experimental Botany* 49: 1971 - 1976.

Murata, Y., Matsushima, S. 1975. Rice. In: Evans, L.T. (Ed.), *Crop Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73 - 99.

Panigatti, J., Buschiazzo, D., Marelli, H. 2001. *Siembra Directa II*. Ed. INTA, 377 p.

- Penning De Vrie, F.W.T., Brunsting, H.M. y Van Laar, H. H., 1974. Products, Requirements and Efficiency of Biosynthesis: A Quantitative Approach. *Journal of Theoretical Biology*: 339-377
- Perotti, E.R. 2010. Evaluación de los efectos de la defoliación artificial y natural provocada por lepidópteros en el cultivo de soja. Influencia del espaciamiento entre hileras de siembra y cultivares. MSc. Universidad Nacional de Tucumán. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo. San Miguel de Tucumán. 150pp
- Perotti, E. y Gamundi, J.C. 2006. Incidencia de la defoliación en cultivares determinados e indeterminados (GM III, IV y V) con diferentes espaciamientos entre líneas. *Para mejorar la Producción* N° 33: 75 - 80.
- Perotti, E. y Gamundi, J.C. 2007. Evaluación del daño provocado por lepidópteros defoliadores en cultivares de soja determinados e indeterminados (GM III, IV y V) con diferentes espaciamientos entre líneas. *Para mejorar la Producción* N° 36: 119 - 125.
- Perotti E., Gamundi, J.C. y Trumper, E. 2010. Evaluación del daño de lepidópteros defoliadores en soja en base a parámetros ecofisiológicos bajo distintas estrategias de manejo del cultivo. XXIII Congreso Brasileiro de Entomologia. 26 a 30 de setembro. Natal - RN
- Perotti, E., Gamundi, J.C. y Lago, M.E. 2011. Evaluación del daño múltiple de tres adversidades biológicas: *Anticarsia gemmatalis* (HÜBNER), *Caliothrips phaseoli* (HOOD) y *Cercospora sojina* HARA, en soja. Archivo PV 17 en Versión digital del libro de Trabajo Científicos, Parte II. Producción Vegetal: Insectos. V Congreso de la Soja del Mercosur y I Foro Asia-Mercosur. Mercosoja 2011. Rosario, Argentina: 14 al 16 de septiembre de 2011.

- Pfeiffer, T.W., Suriaty, D. y Egli, D.B. 1988. Heritability of seed-filling period estimates in soybean. *Crop Science* 28: 921 - 925.
- Pickle, C.S. y Caviness, C.E. 1984. Yield reduction from defoliation and plant cutoff of determinate and semi determinate soybean. *Agronomy Journal* 76: 474 - 476.
- Proulx, R.A. y Naeve, S.L. 2009. Pod Removal, Shade, and Defoliation Effects on Soybean Yield, Protein, and Oil. *Agronomy Journal* 101: 971 - 978.
- Purcell, L.C. 2000. Soybean canopy coverage and light interception measurements using digital imagery. *Crop Science* 40: 834 - 837.
- Rajcan, I. y Tollenaar, M. 1999. Source/sink ratio and leaf senescence in maize: I. Dry matter accumulation and partitioning during grain filling. *Field Crops Research* 60: 245 - 253.
- Ramseur, E.L., Wallace, S.U. y Quinsenberry, V.L. 1985. Growth of "Braxton" soybeans as influenced by irrigation and intrarow spacing. *Agronomy Journal* 77: 163 - 168.
- Reddy, V.M. y Daynard, T.B. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28: 339 - 355.
- Reed, J.F. y Cummings, R.W. 1945. Soil reaction-glass electrode and colorimetric methods for determining ph values of soils. *Soil Science* 59: 97-105
- Rondanini, D.P., Savin, R. y Hall, A. 2007. Estimation of physiological maturity in sunflower as a function of fruit water concentration. *European Journal of Agronomy* 26: 295 - 309.
- Rondanini D.P., Mantese A.I., Savin R. y Hall A.J. 2009. Water content dynamics of achene, pericarp and embryo in sunflower: Associations with achene potential size and dry-down. *European Journal of Agronomy* 30: 53 - 62.

- Rotundo, J.L. y Westgate, M.E. 2009. Meta-analysis of environmental effects on soybean seed composition. *Field Crops Research* 110: 147 - 156.
- Rotundo, J.L. y Westgate, M.E. 2010. Rate and duration of seed component accumulation in water-stressed soybean. *Crop science* 50: 676 - 684.
- Rotundo, J.L., Borrás, L. y Westgate, M.E. 2011. Linking assimilate supply and seed development processes that determine soybean seed composition. *European Journal of Agronomy* 35: 184 - 191.
- Rotundo, J.L., Borrás, L., Westgate, M.E. y Orf, J.H. 2009. Relationship between assimilate supply per seed during seed filling and soybean seed composition. *Field Crops Research* 112: 90 - 96.
- Saini, H.S. y Westgate, M.E. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy* 68: 58 - 96.
- Sala, R.G., Westgate, M.E. y Andrade, F.H. 2007. Source/sink ratio and the relationship between maximum volume, and final dry weight of maize kernels. *Field Crops Research* 101: 19 - 25.
- Salado Navarro, L.R., Hinson, L.R. y Sinclair, T.R. 1985. Nitrogen partitioning and dry matter allocation in soybeans with different seed protein concentration. *Crop Science* 25: 448 - 451.
- Salado Navarro, L.R., Sinclair, T.R. y Hinson, L.R. 1985. Yield and reproductive growth of simulated and field soybeans. I. Seed filling duration. *Crop Science* 26: 966 - 970.
- Salado-Navarro, L.R., Sinclair, T.R. y Hinson, K. 1986. Yield and Reproductive Growth of Simulated and Field-Grown Soybean I. Seed-Filling Duration. *Crop Science* 26: 966 - 970.

- Salvagiotti, F., Specht, J.E., Cassman, K.G., Walters, D.T., Weiss, A. y Dobermann, A. 2009. Growth and nitrogen fixation in high-yielding soybean: Impact of nitrogen fertilization. *Agronomy Journal* 101: 958 - 970.
- Sambo, E.Y., Moorby, J. y Milthorpe, F.L. 1977. Photosynthesis and respiration of developing soybean pods. *Aust. Journal of Plant Physiology* 4: 713 - 721.
- Schoenbeck, M.W., Hsu, F.C. y Carlsen, T.M. 1986. Effect of pod number on dry matter and nitrogen accumulation and distribution in soybean. *Crop Science* 26: 783 - 788.
- Scott, W.R., Appley, M., Fellowes, G. y Kirby, E.J.M. 1983. Effect of genotype and position in the ear on carpel and grain growth and mature grain weight in spring barley. *Journal of Agricultural Science* 100: 383 - 391.
- Seedigh, M. y Jolliff, G.D. 1984. Effects of Night Temperature on Dry Matter Partitioning and Seed Growth of Indeterminate Field-Grown Soybean. *Crop Science* 24: 704 - 710.
- Spaeth, S.C. y Sinclair, T.R. 1984b. Soybean seed growth II. Individual seed mass and component compensation. *Agronomy Journal* 76: 128 - 133.
- Shibles, R.M. Anderson, I.C. y Gibson, A.H., 1975. Crop physiology: Same case histories. Soybean p. 151 - 189. In L.T. Evans (ed.) Cambridge Univ. Press. London.
- Shonbeck, M., Hsu, F.C. y Carlsen, T.M. 1986. Effect of pod number on dry matter and nitrogen accumulation and distribution in soybean. *Crop Science* 26: 783-788.
- Sinclair, T.R. y Horie, T. 1989. Leaf Nitrogen, Photosynthesis, and Crop Use Efficiency: A Review. *Crop Science* 29: 90 - 98.
- Slafer, G.A y Savin, R. 1994. Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Res.* 37: 39-49.

- Smith, J.R. y Nelson, R.L. 1987. Predicting yield from early generation estimates of reproductive growth periods in soybean. *Crop Science* 27: 471 - 474.
- Streeter, J.G. y Jeffers, D.L. 1979. Distribution of total Non-structural carbohydrates in soybean plants having increased reproductive load. *Crop Science* 19: 729 - 794.
- Swank, J.C., Egli, D.B. y Pfeiffer, T.W. 1987. Seed growth characteristics of Soybean genotypes differing in duration of seed fill. *Crop Science* 27: 85 - 89.
- Taylor, H.M., Mason, W.K., Bennie, A.T.P. y Rowse, H.R. 1982. Responses of soybeans to two row spacing and two soil water levels. I. An analysis of biomass accumulation, canopy development, solar radiation interception and components of seed yield. *Field Crops Research* 5: 1 - 14
- TeKrony, D.M., Egli, D.B., Balles, J., Pfeiffer, T. y Fellows, R.J. 1979. Physiological maturity in soybean. *Agronomy Journal* 71: 771 - 775.
- Thomas, G.D. 1984. Plant damage syndromes, yield losses, and economic decision indices. In R. Shibles [ed.], *Proceedings, World Soybean Research Conference III*, 12 - 17 Aug. 1984, Ames, IO.
- Thomas, G.D., Ignoffo, C.M., Biever, K.D. y Smith, D.B. 1974. Influence of defoliation and deppoding on yield of soybeans. *Journal of Economic Entomology* 67: 683 - 685.
- Thompson, J.F., Madison, J.T. y Muenster, A.E. 1977. *In vitro* culture of immature soybean embryos. *Annals of Botany* 41: 29 - 39.
- Tollenaar, M. 1989. Genetic improvement in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Science* 29: 1365 - 1371.
- Turner, N.C., Davies, S.L., Plummer, J.A., Siddique, K.H.M. 2005. Seed filling in grain legumes under water deficits, with emphasis on chickpeas. *Advances in Agronomy* 87: 211 - 250.

- Turnipseed, S.G. y Kogan, M. 1976. Soybean Entomology. Annual Review of Entomology 21: 25 - 60.
- Turnipseed, S.G. y Kogan, M. 1987. Integrated control of insect pests. Pp: 779 - 817. In J.R. Wilcox (Ed. Soybean: Improvement production and uses. 2nd Ed. Agron. Monogr. 16 ASA, CSSA and SSSA, Madison, WI.
- Vasilas, V.L., Nelson, R.L, Fuhrmann, J.J. y Evans, T.A. 1995. Relationship of nitrogen utilization patterns with soybean yield and seed-fill period. Crop Science 35: 809 - 813.
- Walkley, A. y Black, I.A. 1934. An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. Soil Science 37: 29-37.
- Weaver, R.W. y Morris, D.R. 1982. Mobilization of labelled N in soybean leaves during early podfill. Journal of Plant Nutrition. 5: 1009 - 1108.
- Westgate, M.E. y Thomson Grant, D. 1989. Effect of water deficits on seed development in soybean. I. Tissue water status. Plant Physiology 1989 91: 975 - 979.
- Westgate, M.E. y Peterson, C.M. 1993. Flower and pod development in water-deficient Soybeans (*Glycine max* L. Merr.). Journal of Experimental Botany 44: 109 - 117.
- Westgate, M.E., Schussler, J.R., Reicosky, D.C. y Brenner, M.L. 1989. Effect of water deficits on seed development in soybean. II. Conservation of seed growth rate. Plant Physiology 91: 980 - 985.
- Wittenbach, V.A. 1983. Effect of pod removal on leaf photosynthesis and soluble protein composition of field-grown soybeans. Plant Physiology 73: 121 - 124.
- Woodward, R.G. y Rawson, H.M. 1976. Photosynthesis and transpiration in dicotyledonous plants. Australian Journal of Plant Physiology 3: 257 - 267.

- Yamagata, M., Kouchi, H. y Yoneyama, T. 1987. Partitioning and utilization of photosynthate produced at different growth stages after anthesis in soybean (*Glycine max* L. Merr.): Analysis by Long-term ¹³C-Labeling Experiments. *Journal of Experimental Botany* 38: 1247 - 1259.
- Yoshida, S., Forno, D., Cock, J. y Gomez, K. 1976. Determination of sugar and starch in plant tissue. Pp: 46 - 49. In: Yoshida S. (Ed.), *Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice*, 3 rd Edition. The International Rice Research Institute, Los Banos, Laguna, Phillipines.
- Zeiss, M.R. y Klubertanz, T.H. 1994. Sampling programs for soybean arthropods,. Pp: 539 - 601. In Pedigo, T. y Buntin, G.D. (Eds). *Handbook of sampling methods for arthropods in agriculture*. CRC, Boca Ratón, FL.